

Anatomisch - physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt.

II. Über wassersecernirende und -absorbirende Organe

(I. Abhandlung)

von

Prof. Dr. G. Haberlandt in Graz.

(Mit 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Mai 1894.)

I. Einleitung.

Eine der Hauptfragen, deren Beantwortung ich mir während meines Aufenthaltes zu Buitenzorg vorgenommen hatte, war die, ob an den Laubblättern solcher Tropengewächse, welche in Landstrichen mit sehr feuchtem Klima zu Hause sind, wasser-ausscheidende Organe von grösserer Mannigfaltigkeit des histologischen Baues und grösserer Vollkommenheit auftreten als bei unseren einheimischen Gewächsen und überhaupt denjenigen Pflanzen, bei welchen derartige Organe bisher beobachtet worden sind. Es war von vorneherein zu erwarten, dass eine darauf gerichtete Untersuchung bemerkenswerthe Ergebnisse liefern würde, da mich meine in Buitenzorg angestellten Versuche gelehrt haben, dass die Transpiration in einem so überaus feuchten Klima bedeutend geringer ist als bei uns,¹ und da andererseits der Wurzeldruck und überhaupt der Blutungs-

¹ Vergl. G. Haberlandt, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. I. Über die Transpiration einiger Tropenpflanzen. Diese Sitzungsber., Bd. CI, Abth. I, 1892.

druck bei den an ein sehr feuchtes Tropenklima angepassten Pflanzen voraussichtlich weit höhere Werthe erreichen kann als bei unseren einheimischen Gewächsen. Da müssen sich wohl, um die viel häufiger drohende Gefahr der Injection der Laubblätter abzuwenden, die Wasser in tropfbar-flüssiger Form ausscheidenden Apparate in besonders typischer und mannigfaltiger Weise entwickelt haben.

Auch noch ein anderer Gesichtspunkt war für mich, wenigstens zu Beginn der Untersuchung, massgebend. Wenn bei bedeutend verringerter Transpiration die Schnelligkeit des aufsteigenden Transpirationsstromes und damit die Zufuhr der Nährsalze aus dem Boden bedeutend verlangsamt wird, so könnten drüsig gebaute, das Wasser activ herauspressende Organe auch nach dieser Richtung hin die Transpiration ersetzen, beziehungsweise in ihrer saugenden Wirkung ergänzen, eine raschere Wasserströmung veranlassen und so eine schnellere Zufuhr der im Wasser gelösten Nahrungsstoffe zur Folge haben.

In physiologischer Hinsicht erweiterte sich das Untersuchungsgebiet sehr bald in Folge der bei verschiedenen Pflanzen gemachten Beobachtung, dass die der Wasserausscheidung dienenden Organe nicht selten zugleich auch als wasseraufsaugende Apparate fungiren. Diese Thatsache verlor indess bald das Auffallende und Befremdende, was ihr in meinen Augen anfänglich anhaftete, als die gleichzeitig durchgeführten Transpirationsversuche das Ergebniss geliefert hatten, dass wenn auch die Gesammttranspiration eine verhältnissmässig geringere ist als bei uns, die Transpiration doch in den heissen, sonnigen Tagesstunden so hohe Werthe erreichen kann, dass dadurch die Gefahr eines zu grossen Wasserverlustes, des Welkens der Blätter eintritt. Ich habe auf diesen Umstand bereits in meiner ersten Abhandlung hingewiesen. Wenn daher die während der Nacht und in den ersten Morgenstunden der Wasserausscheidung dienenden Apparate zu Beginn der nachmittägigen Regengüsse Wasser absorbiren und so das Blatt so rasch als möglich wieder mit Wasser versorgen, so kann dies nur als eine zweckentsprechende Einrichtung bezeichnet werden.

Bevor ich nun zur Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse übergehe, habe ich in Kürze einige historische Bemerkungen vorzuschicken.

Nachdem schon durch eine Reihe älterer Forscher, worunter namentlich Trinchinetti und Unger¹ zu nennen sind, das so häufige Vorkommen der Wasserausscheidung seitens der Laubblätter festgestellt worden war, wiesen später Mettenius,² besonders aber de Bary³ darauf hin, dass als Austrittstellen für die abgeschiedenen Wassertropfen in der Mehrzahl der Fälle eigenthümliche Stomata, die Wasserspalten oder -Poren dienen, welche meist auf der Oberseite der Blattsöhne über Gefässbündelenden liegen. Als Ursache der Wasserausscheidung ist ferner bereits von Unger, Duchartre,⁴ Sachs⁵ u. A. der bei gehemmter Transpiration fortdauernde Wurzeldruck angesehen worden; später haben dann de Bary⁶ und Moll⁷ gezeigt, dass die Secretion auch eintritt, wenn an abgeschnittenen Zweigen der Wurzeldruck durch den Druck einer Quecksilbersäule ersetzt wird. Damit war die Auffassung des fraglichen Phänomens als eines blossen Filtrationsvorganges nahegelegt, eine Annahme, die auch heute noch als die herrschende gelten darf. Die Apparate der Wasserausscheidung würden sich sonach bloss als die Orte des geringsten Filtrationswiderstandes charakterisiren, eine active Betheiligung derselben am Secretionsprocesse wäre ausgeschlossen.

Mit dieser Auffassung steht aber der anatomische Bau der unter den Wasserspalten befindlichen Gefässbündelenden nicht eben in Einklang. Die Tracheidenenden münden nicht in einen rings umschlossenen, unter den Wasserspalten gelegenen Hohlraum, wie man erwarten dürfte, wenn es sich um einen ein-

¹ Über die Allgemeinheit wässeriger Ausscheidungen und deren Bedeutung für das Leben der Pflanze. Diese Sitzungsber., 1858, Bd. XXVIII, S. 111 ff.

² Filices horti Lipsiensis, p. 9, 10.

³ Vergleichende Anatomie, S. 54 ff.; vergl. auch S. 391 ff.

⁴ Annales des sciences naturelles, IV^e sér., t. XII.

⁵ Handbuch der Experimental-Physiologie, S. 235 ff.

⁶ Botanische Zeitung, 1869, S. 883, Anmerkung.

⁷ Untersuchungen über Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern. Verslagen en Mededeelingen der k. Akademie van Wetenschappen, Afdeeling Natuurkunde, II. R., XV. Bd., 1880.

fachen Filtrationsprocess handeln würde. Sie enden vielmehr fast immer in einem kleinzelligen, zartwandigen, meist farblosen Gewebe, welches von de Bary, der es zuerst genauer beschrieben hat, »Epithem« genannt worden ist. Über den Inhalt dieser Zellen wird weder von de Bary, noch von den späteren Forschern Genaueres angegeben; ersterer spricht bloss von »wässerig-farblosem Inhalt«. Nach seinen Angaben und Abbildungen sind die Zellen des Epithems zumeist fast lückenlos untereinander verbunden, wogegen Volken's¹ häufig ein System von engen Intercellularen zwischen denselben beobachtet hat. Wozu dient nun dieses in den typischen Fällen so charakteristisch ausgebildete Epithemgewebe? Seine Function ist bisher nicht näher studirt worden, experimentelle Beobachtungen hierüber liegen nicht vor. Pfeffer² lässt es zwar unentschieden, »ob diese Zellen selbst activ thätig sind oder nur als Filtrationswege für Wasser dienen«, doch ist er der Ansicht, dass ihnen eine »ansehnlichere Activität« nicht zukommt. Auf die Gründe, welche er dafür geltend macht, wird später noch näher einzugehen sein. Ich selbst habe mich in meiner »Physiologischen Pflanzenanatomie« im gleichen Sinne ausgesprochen.

Bereits de Bary³ hat darauf hingewiesen, dass Ausscheidung von Wasser oder Kalklösungen über Gefässbündelenden nicht immer an die Gegenwart von Wasserporen gebunden ist. Er hatte hiebei hauptsächlich die schon früher von Mettenius und Rosanoff⁴ beobachteten Grübchen auf den Laubblatt-Oberseiten verschiedener Farne, namentlich *Poly-podium*-Arten, im Auge, deren zartwandige, plasmareiche Epidermis kalkhaltige Wassertropfen ausscheidet, ohne dass an diesen Stellen Wasserspalten vorhanden wären.⁵ Später hat Moll bei seinen Druckversuchen beobachtet, dass die Tropfen-

¹ Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jahrbuch des königl. botan. Gartens zu Berlin, 1883, Bd. II, S. 166 ff.

² Pflanzenphysiologie, I. Bd., S. 174.

³ Vergl. Anatomie, S. 57, 113, 389.

⁴ Botanische Zeitung, 1869, S. 883.

⁵ Vergl. auch Potonié, Über die den Wasserspalten physiologisch entsprechenden Organe bei fossilen und recenten Farnarten. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin, 1892, Nr. 7.

ausscheidung bei verschiedenen Pflanzen an nicht näher bestimmten Stellen des Blattrandes oder auch der ganzen Blattfläche stattfindet, ohne dass an diesen Stellen Wasserporen oder gewöhnliche Spaltöffnungen vorhanden wären. Eine besondere morphologische Differenzirung dieser Austrittsstellen hat aber Moll nicht nachweisen können. Endlich wäre hier noch eine Arbeit Gardiners¹ zu erwähnen, in welcher für verschiedene Pflanzen die Unabhängigkeit der Wasserausscheidung vom Wurzeldruck festgestellt wird, so z. B. bei *Impatiens* und *Fuchsia*. In diesen Fällen soll aber die Ausscheidung nicht durch Wasserspalten, sondern durch eigene »Wasserdrüsen« vor sich gehen. Bemerkenswerth ist ferner die Beobachtung, dass die Wasserausscheidung, möge sie nun durch Wasserspalten oder an anderen Stellen der Epidermis erfolgen, im Dunkeln reichlicher stattfindet als im Lichte. Jedenfalls gebührt Gardiner das Verdienst, gegenüber der herrschenden Vorstellung den physiologischen Charakter der Wasserausscheidung als Lebensvorgang, seine Analogie mit der Drüsenhätigkeit schärfer hervorgehoben zu haben, wenn er hiefür auch noch keine zwingenden Beweise, weder anatomischer noch experimenteller Art, beigebracht hat.

Ich gehe jetzt zu einigen terminologischen Bemerkungen über. Der Ausdruck »Wasserspalt« oder »Wasserporen« trifft, wie im Nachfolgenden gezeigt werden wird, nur für einen Theil der an tropischen Gewächsen vorkommenden Wasserausscheidungsorgane zu, da diese Function auch von einzelnen umgewandelten Epidermiszellen oder von mehrzelligen Trichomen übernommen werden kann. Auch auf die »Wassergrübchen« der Farnblätter ist dieser Ausdruck nicht anwendbar. Überdies bezeichnet derselbe bloss einen Theil des ganzen Apparates, soferne das unter den Wasserspalten befindliche Gefässbündelende mit einem wohl differenzirten Epithem versehen ist. In diesen Fällen ist nämlich dieses letztere, als activ wirkendes Drüsengewebe, der wichtigste Bestandtheil

¹ On the physiological significance of water glands and Nectaries. Proceedings of the Cambridge Philos. Soc., Vol. V. Mir bloss durch das Referat in der Botan. Zeitung, 1884, S. 495, bekannt.

des ganzen Organs. Der von Moll vorgeschlagene Ausdruck »Emissarien«, worunter derselbe alle Austrittsstellen für Wasser versteht, mögen sich an denselben Wasserspalten befinden oder nicht, ist meines Erachtens zu unbestimmt, da er auf den morphologischen Charakter dieser Organe gar keine Rücksicht nimmt. Viel zweckentsprechender und treffender ist dagegen der schon von Gardiner gebrauchte Ausdruck »Wasserdrüsen«, worunter man alle Wasserausscheidungsorgane verstehen könnte, bei welchen die Secretion des Wassers durch lebende, activ wirkende Zellen bewirkt wird, welche dieser Function speciell angepasst sind. Man könnte dann nach Analogie mit den übrigen Drüsen innere und äussere Wasserdrüsen unterscheiden, je nachdem die wasserausscheidenden Drüsenzellen entwicklungsgeschichtlich zur Epidermis gehören oder grundmeristematischen Ursprunges sind. Ich werde denn auch in der nachfolgenden Darstellung von dem bequemen Ausdrucke »Wasserdrüsen« überall dort Gebrauch machen, wo mir derselbe auf Grund des anatomischen und physiologischen Verhaltens der betreffenden Organe berechtigt erscheint. Auf die Gesamtheit der wasserausscheidenden Apparate ist aber die Bezeichnung »Wasserdrüsen« aus zwei Gründen nicht anwendbar. Erstens ist nämlich bei gewissen Pflanzen, vor Allem den Gräsern, die Wasserausscheidung thatsächlich ein blosser Filtrationsvorgang, welcher sich ohne Intervention lebender Zellen abspielt; und zweitens gibt es, wie wir später hören werden, bei nicht wenigen Pflanzen Organe, welche sowohl der Ausscheidung wie der Absorption von Wasser dienen. Um eine auch für diese Fälle passende Gesamtbezeichnung zu gewinnen, möchte ich den allgemeinen Ausdruck »Hydathoden«¹ vorschlagen, welcher analog dem von Jost² zur Gesamtbezeichnung sämtlicher Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems eingeführten Ausdruck »Pneumathoden« gebildet ist. Unter »Hydathoden« verstehe ich also sämtliche Apparate und Stellen der Wasserausscheidung an

¹ Von ὑδωρ, ὑδατος Wasser und ὁδός Weg.

² Botanische Zeitung, 1887, S. 604. Zu den Pneumathoden gehören die Spaltöffnungen, Lenticellen, sowie die an den »Athemwurzeln« und an assimilirenden Orchideenluftwurzeln auftretenden Durchlassstellen für Gase.

den verschiedenen Pflanzenorganen, vor Allem den Laubblättern, mag nun die Ausscheidung durch activ wirkende Zellen vermittelt werden oder nicht, mag ferner die Function dieser Organe sich bloss auf die Wasserausscheidung beschränken oder zeitweilig auch in der Absorption von Wasser bestehen.¹

Im speciellen Theile dieser Abhandlung sollen nun die Ergebnisse meiner im Buitenzorger Garten begonnenen, im Grazer botanischen Institute vollendeten Detailuntersuchungen in der Weise mitgetheilt werden, dass ich der anatomischen Schilderung in jedem Einzelfalle sofort die dazugehörigen physiologischen Beobachtungen folgen lasse. Diese letzteren sind selbstverständlich fast durchaus in Buitenzorg angestellt worden. Die Morgenstunden zwischen 6 und 8 Uhr wurden den Beobachtungen im Freien gewidmet, um in den verschiedenen Quartieren des botanischen Gartens die Pflanzen mit mehr oder minder auffallender Wasserausscheidung seitens der Blätter herauszufinden. Bei einiger Übung fällt es nicht schwer, die ausgeschiedenen Wassertropfen von Thautropfen mit ziemlicher Sicherheit zu unterscheiden. Ihre Grösse, die Art ihrer Vertheilung etc. geben Anhaltspunkte dafür. Besonders leicht fällt natürlich diese Unterscheidung, wenn man die Beobachtungen nach Nächten anstellt, die der Thaubildung ungünstig waren. Da sieht man dann oft die jüngeren Blätter ganz dicht bedeckt mit grossen ausgeschiedenen Wassertropfen, während die älteren Blätter bei gleicher Neigung gegen den Horizont ganz trocken sind. Es entspricht dies der schon von Moll gemachten Beobachtung, dass jüngere Blätter bei Druckversuchen leichter Wasser ausscheiden als ältere. — Mit einer Reihe von Pflanzen

¹ Es wäre vielleicht consequenter gewesen, den Begriff »Hydathoden« noch weiter zu fassen und darunter alle Organe der Wasserausscheidung und Wasseraufsaugung zu verstehen, so dass z. B. auch die wasseraufsaugenden Schildhaare der Bromeliaceen, die Rhizoiden der Moose und Farnprothallien, sowie die Wurzelhaare dazu zu rechnen wären. Die Brauchbarkeit der vorgeschlagenen neuen Bezeichnung würde aber darunter zweifelsohne leiden, da dieselbe auf gar zu heterogene Dinge anzuwenden wäre.

wurden nach der von Moll beschriebenen Methode¹ im botanischen Laboratorium des Buitenzorger Gartens auch Druckversuche ausgeführt. Die Befestigung der Zweige und Blätter an dem kurzen Schenkel des U-förmig gebogenen Glasrohres geschah mittelst eines Gummischlauchstückes, welches über ein in dem durchbohrten Kautschukpfropf steckendes Glasröhrchen gestülpt war; durch festes Umwickeln mit starkem Zwirn wurde der Kautschukschlauch genügend fest an den Stengel oder Blattstiel gepresst. Die Höhe der Quecksilbersäule in dem längeren Schenkel des Glasrohres betrug 15—40 *cm*. Um die zur sichtbaren Tropfenausscheidung nöthige Luftfeuchtigkeit herzustellen, genügte es, die betreffenden Pflanzentheile mit einem grossen, unten offenen Glastrichter zu überdecken, dessen Wände theilweise mit nassem Filterpapier ausgekleidet waren. Bei den im Grazer botanischen Institut ausgeführten Versuchen wurden die Glasröhren mit den zu prüfenden Pflanzentheilen in 50 *cm* hohe und 11 *cm* weite Glas-cylinder gesenkt und dann dafür gesorgt, dass die Luft in den Cylindern während der Dauer des Versuches mit Wasserdampf gesättigt war. — Bei einigen Pflanzen wurde der erfolgreiche Versuch gemacht, die wasserausscheidenden Zellen und Gewebe durch rasches Überpinseln der betreffenden Blattflächen mit 75₀igen Alkohol, dem 0·1 Gewichtsprocent Sublimat zugesetzt war, zu tödten, um dann aus dem Unterbleiben der Wasserausscheidung auf die active Betheiligung der betreffenden Organe an dem Secretionsprocesse schliessen zu können. — Zur Beantwortung der Frage, ob wasserausscheidende Organe unter Umständen auch der Wasseraufsaugung dienen, wurden Versuche mit Farbstofflösungen, zumeist mit wässriger Eosinlösung, angestellt. Auch die Pfeffer'sche Methode der Lebendfärbung kam bei einigen Pflanzen zur Anwendung. Überdies wurde die Absorption von Wasser auch durch Wägung welker und dann eine zeitlang mit der Spreite in Wasser getauchter Blätter festgestellt. — Die näheren Angaben über die Ausführung dieser Versuche werden im speciellen Theile mitgetheilt werden.

¹ L. c. S. 10 ff.

II. Spezieller Theil.

A. Wasserausscheidung ohne Hydathoden.

Salacia.

Nur selten habe ich beobachtet, dass Ober- und Unterseite der Laubblätter reichlich Wasser ausschieden, ohne dass eigens hiezu bestimmte Organe nachzuweisen gewesen wären. Das auffallendste Beispiel dieser Art bildeten die verschiedenen *Salacia*-Arten im Lianenquartier des Buitenzorger Gartens. Die zu den Hippocrateaceen gehörige Gattung *Salacia* ist im indomalayischen Archipel durch mehrere Arten vertreten, auch in den Wäldern um Buitenzorg und auf dem Salak kommen einige Arten vor (*S. oblongifolia* Bl. und *S. melittocarpa* Bl.). Die Salacien sind wahre »Regensträucher«. Morgens zwischen 6 und 7 Uhr triefen oft ihre Laubblätter ober- und unterseits vor Nässe, während benachbarte Sträucher anderer Art ganz trockene oder nur wenig feuchte Blätter aufweisen. Schon bei leichter Berührung der Zweige fällt ein förmlicher Regen herab.

Die mikroskopische Untersuchung des Blattes von *Salacia verrucosa* lehrte, dass zwar besondere Wasserausscheidungsorgane nicht vorhanden sind, dass aber dafür die Epidermis auf Ober- und Unterseite des Blattes getüpfelte Aussenwände besitzt (Taf. I, Fig. 10, 11). Die Zellcontouren sind nicht oder nur schwach gewellt. Die grossen Tüpfel treten fast ausschliesslich an den Zellrändern auf und durchsetzen die ziemlich dicken Wände schräg nach aussen. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, dass sie die Durchtrittsstellen des Wassers sind. Die leicht benetzbare, ziemlich derbe Cuticula überzieht ganz gleichmässig die Oberhaut. So tritt uns schon hier die später noch oftmals zu constatirende Thatsache entgegen, dass eine benetzungsfähige Cuticula für Wasser ziemlich leicht permeabel ist.

Eine Aufnahme von Wasser findet seitens der Blattspreiten jedenfalls nur in sehr beschränktem Masse statt. Ein frisches Blatt, welches 0·585 g wog, wurde welken gelassen und besass nach einer Stunde, nachdem es eine Zeit lang direct besonnt worden war, ein Gewicht von 0·54 g. Mit Ausschluss des Blatt-

stieles in Wasser getaucht, wog es nach vier Stunden bloss 0.545 g; es hatte demnach bloss eine geringfügige Gewichtszunahme erfahren.

B. Einzellige Hydathoden.

Wenn mir auch nur zwei Pflanzen bekannt geworden sind, bei denen einzellige Hydathoden, die umgewandelte Epidermiszellen (eventuell einzellige Haare) vorstellen, als Organe der Wasserausscheidung und -Aufsaugung dienen, so zeigen dieselben doch in sehr auffallender Weise, welche complicirt gebaute Apparate auch auf diese Art, aus einzelnen Zellen nämlich, zu Stande kommen können. Wenn man bedenkt, dass die Auffindung dieser beiden Fälle reine Zufallssache war, so wird man es als sehr wahrscheinlich betrachten, dass einzellige Hydathoden von sehr verschiedenem Bau auch sonst nicht selten vorkommen.

Gonocaryum pyriforme Scheff.

Im botanischen Garten zu Buitenzorg ist dieser hübsche Baum mit grossen, orangeröthen, eiförmigen Früchten im Olacaceen-Quartier angepflanzt. Boerlage, Valetton u. A. stellten die Gattung zu der eben genannten Familie, während Engler¹ sie zu den Icacinaceen zählt. *G. pyriforme* ist auf Amboina und in Neuguinea gefunden worden, während die anderen Arten theils auf Malakka und Sumatra, theils auf den Molukken oder nur in Neuguinea vorkommen. Das Verbreitungsgebiet der Gattung umfasst demnach Landstriche mit im Allgemeinen sehr feuchtem, regenreichem Klima.

Das lichtgrüne, lederartige Blatt, von länglich eiförmiger Gestalt, ist sehr derb gebaut. Ungemein stark verdickte mechanische Zellen zweigen sich von den Stereomebelegen der Leitbündel ab und durchziehen das Palissadengewebe und Schwammparenchym bis zur beiderseitigen Epidermis.

Auf Querschnitten sieht man, dass einzelne Epidermiszellen, und zwar sowohl auf der Ober- wie auch der Unterseite des Blattes, sich in sehr eigenthümlicher Weise differenzirt haben.

¹ Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Theil, V. Abth., S. 250.

Es sind dies, wie aus den später zu besprechenden Beobachtungen und Versuchen hervorgeht, die Hydathoden des Blattes. Jede solche Zelle gliedert sich in drei Theile (Taf. I, Fig. 1, 2, 3). Über die dicke Aussenwand ragt ein kleines Zäpfchen schräg empor, welches von einem in das Zelllumen mündenden, sehr engen Canale durchzogen wird. Der mittlere, grösste Theil besitzt die Gestalt eines vier- bis sechsseitigen Trichters, dessen Seitenwände bei älteren Blättern stark verdickt sind, und dessen untere Öffnung schon frühzeitig von einem dicken, nach innen zu vorspringenden Cellulosering umsäumt wird. Die Aussenwand sowohl wie die Seitenwände mit dem eben erwähnten Verdickungsringe sind stark cutinisirt. Der dritte, unterste Theil der Zelle endlich stellt eine zartwandige Blase vor, welche sich von dem trichterförmigen Theile sehr scharf abgrenzt. Bei ungenauer Einstellung täuscht der verdickte untere Rand des Trichters leicht eine zarte Querwand vor, so dass der ganze Apparat zweizellig erscheint. Man kann sich aber leicht davon überzeugen, dass er thatsächlich nur aus einer einzigen Zelle besteht. Zuweilen liegt der grosse Zellkern gerade innerhalb der Einschnürungsstelle (Taf. I, Fig. 3), gewöhnlich aber im Lumen des Trichters. Der Plasmakörper ist relativ mächtig entwickelt, wie in typischen Drüsenzellen.

Die Höhe des Apparates übertrifft, wenn man von dem winzigen Zäpfchen absieht, die Höhe der Epidermis im extremsten Falle um die Höhe des blasenförmigen Theiles, welcher nach innen vorragt. Dementsprechend sind auch die unmittelbar angrenzenden Epidermiszellen höher. Auf der Blattoberseite beträgt die Gesamthöhe des Apparates circa 0.04 mm , auf der Unterseite etwas weniger.

Eine ausführlichere Besprechung erfordert jetzt noch der feinere Bau des über die Aussenwand der Hydathode vorragenden Zäpfchens, welches die Aus- und Eintrittsstelle des Wassers vorstellt. Dasselbe ist meist nicht in der Mitte der Aussenwand inserirt, sondern nimmt eine seitliche Stellung ein, wobei es oft bis knapp an den Rand der Zelle vorrückt (Taf. I, Fig. 4, 5). Wie schon erwähnt sind die Zäpfchen schräg gestellt, und zwar so, dass ihre Enden der Blattspitze zugekehrt sind. Das Zäpfchenende ist schwach lichtbrechend,

undeutlich contourirt und sieht wie aufgequollen oder verschleimt aus. Thatsächlich sieht man oft winzige Körnchen den Zäpfchen anhaften. Nach Zusatz von Schwefelsäure bemerkt man, dass auch der untere Theil des Zäpfchens nicht cutinisirt ist; die Membran quillt hier, indem sie eine bald vorübergehende zarte Schichtung zeigt, ein wenig auf (Taf. I, Fig. 9). Nun sieht man auch noch deutlicher als im ungequollenen Zustande, dass die Cuticula, welche die Aussenwand der Zelle bedeckt, nur den basalen Theil des Zäpfchens umscheidet und sich gegen die verschleimte Zäpfchenspitze zu auskeilt. Von Methylgrün und Methylenblau wird das Zäpfchen sehr intensiv gefärbt. Auch mit Pikrin-Anilinblau färbt es sich ziemlich intensiv, während alle anderen Zellmembranen ungefärbt bleiben. — An jungen Blättern, die im lebenden Zustande untersucht wurden, sah ich zuweilen sehr deutlich das Zäpfchenende zu einer kugeligen Papille aufgequollen, in welche trichterförmig das den Zäpfchen-canal auskleidende, an der Spitze geöffnete Innenhäutchen hineinragte (Taf. I, Fig. 8). Jedenfalls mündet der das Zäpfchen durchziehende, mit zunehmendem Alter immer enger werdende feine Canal direct in der verschleimten Zäpfchenspitze. Nach heftigen Regengüssen erscheint der Membranschleim an der Spitze des Zäpfchens weggewaschen und nun mündet der enge Canal direct nach aussen. Allem Anscheine nach erfolgt dann Schleimsecretion aus dem Lumen der Zelle heraus, so dass die Schleimpapille wieder ersetzt wird; doch darf ich dies nur als Vermuthung aussprechen.

Nach alledem kann über die schon oben erwähnte Function des Zäpfchens als offene Communicationsstelle für das Wasser kein Zweifel obwalten. Allerdings ist sein Bau, wie leicht einzusehen, nur unter der Voraussetzung eines gleichmässig feuchten Klimas zweckentsprechend. In unserem Klima würde eine oberflächlich gelegene Zelle, deren Lumen in einer winzigen Schleimpapille und zeitweilig direct nach aussen mündet, zu sehr der Gefahr der Austrocknung preisgegeben sein.

Die scharfe Differenzirung des eigentlichen Zelleibes in einen dickwandigen trichterförmigen und einen zartwandigen blasenförmigen Theil steht mit der Function des ganzen Apparates sicherlich in irgend einem Zusammenhange, wenn es

auch kaum möglich ist, hierüber eine durch Beweise gestützte Vorstellung zu gewinnen. Thatsache ist, dass die Blase schon nach kurzem Liegen des noch jüngeren Blattes in Wasser (10—15 Minuten) in Folge der raschen Wasseraufnahme beträchtlich anschwillt und bei eingeleiteter Plasmolyse entsprechend kleiner wird. So betrug z. B. in einem bestimmten Falle der Breitendurchmesser der Blase im turgescirenden Zustande 3·3 Theilstriche des Ocularmikrometers, im plasmolysirten Zustande bloss 2·8 Theilstriche, was einer Abnahme um 15⁰/₁₀₀ entspricht. Fig. 6 stellt eine stark turgescirende Blase, Fig. 7 dieselbe im plasmolysirten Zustande vor. Da nun der trichterförmige Theil der Zelle mit seinen dicken, stark cuticularisirten Wandungen relativ starr ist, so vermag den ausgiebigen Druckschwankungen, welche in diesen Zellen zweifelsohne vorkommen, bloss die zartwandige elastische Blase Folge zu leisten. Sie allein ermöglicht durch ihre Ausdehnung ansehnliche Volumschwankungen der Zelle und hält so z. B. bei Wasseraufnahme eine zu plötzliche Drucksteigerung hintan. So fungirt die Blase gewissermassen als Druck- und Volumregulator der Hydathode. Jedenfalls scheint mir dies eine berechtigte Hypothese zu sein, wenn ich dieselbe auch bloss mit aller Reserve vorbringe.

Was die Anzahl der Hydathoden auf beiden Blattseiten anlangt, so habe ich auf der Oberseite des Blattes durchschnittlich 55, auf der Unterseite 58 pro Quadratmillimeter gezählt.

Dass die geschilderten Apparate in den Nacht- und frühen Morgenstunden Wasser ausscheiden, liess sich durch die Beobachtungen im Garten leicht feststellen. Die Ober- und Unterseiten namentlich der jüngeren Blätter waren gleichmässig mit kleinen Wassertröpfchen bedeckt, die nicht mit Thau zu verwechseln waren. Bei den Druckversuchen traten erst bei ziemlich bedeutendem Druck (Höhe der Quecksilbersäule 40 *cm*) auf Ober- und Unterseite der jungen Blätter nach einer Stunde sehr zahlreiche kleine Wassertropfen auf. Die älteren Blätter fühlten sich wohl feucht an, allein sichtbare Tropfenausscheidung war nicht zu constatiren. Doch trat auch keine Injection der Intercellularen ein.

Die ungemein rasche Wasseraufnahme seitens dieser Organe lässt sich leicht mittelst Farbstofflösungen demonstrieren. Wenn man auf Ober- oder Unterseite eines Blattes, das eine Zeit lang transpirirt hat, einen Tropfen Eosinlösung ausbreitet, so erscheint schon nach einer Minute der Inhalt der Hydathoden intensiv roth gefärbt, während die gewöhnlichen Epidermiszellen ganz farblos sind. Bei so rascher Tinction wird der Farbstoff von dem einströmendem Wasser mitgerissen. Die Versuche, Lebendfärbung mittelst Methylenblau zu erzielen, ergaben gleichfalls ein positives Resultat. Stücke eines ausgewachsenen, aber noch jüngeren Blattes wurden in 0·0005 procentige Methylenblaulösung gelegt. Nach zwei Stunden waren die Zäpfchen der Hydathoden intensiv blau gefärbt, die Vacuolen zeigten eine zwar schwache, aber deutliche diffuse Blaufärbung; körnige Ausscheidungen waren nicht zu beobachten. Plasmakörper und Zellkerne blieben farblos. Der Zellsaft der benachbarten Epidermiszellen zeigte keine Spur von Färbung. Bei Anwendung einer 0·002 procentigen Lösung waren die Vacuolen nach zwei Stunden etwas stärker gefärbt. In 0·01 procentiger Lösung waren Zellsaft und Vacuolen nach zwei Stunden intensiv blau gefärbt (ohne körnige Ausscheidungen). In den meisten Zellen war der Plasmakörper noch farblos; hin und wieder zeigte er aber bereits stellenweise eine Tinction, doch mit anderer Nüance als die Vacuolen (mehr azurblau); offenbar war in diesen Fällen bereits eine Schädigung des Protoplasten eingetreten.¹ Die Epidermiszellen blieben farblos.

Um die Wasseraufnahme durch Wägung festzustellen, wurden jüngere und ältere Blätter in welchem Zustande mit Ausschluss der Blattstiele, respective der Schnittfläche unter Wasser getaucht und eine zeitlang darin liegen gelassen. So wog z. B. ein junges welches Blatt zu Beginn des Versuches 0·38 g. Nach zweistündigem Liegen in Wasser war es wieder so turgescens geworden, dass es ganz spröde war und beim Abtrocknen mit Fliesspapier Sprünge bekam. Sein Gewicht betrug jetzt 0·43 g, was einer Wasseraufnahme von 13 %

¹ Vergl. Pfeffer, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem botan. Institute zu Tübingen, II. Bd., S. 196.

entspricht. Das nächstältere Blatt desselben Sprosses wog nach mehrstündigem Welken 0·54 g. Nach zwölfstündigem Verweilen in Wasser betrug sein Gewicht 0·71 g; die Gewichtszunahme belief sich demnach auf 31⁰/₀. — Ein Versuch mit zwei ausgewachsenen Blättern, welche über Nacht in abgeschnittenem Zustande welkten, ergab folgendes Resultat:

	Gewicht des welken Blattes	Gewicht des Blattes nach siebenstündigem Verweilen in Wasser	Gewichtszunahme in Procenten
Blatt 1	2·46 g	2·55 g	3·6
Blatt 2	3·28 g	3·44 g	4·8

Bei älteren Blättern ist demnach, gleichwie die Wasserausscheidung, auch die Aufnahme von Wasser seitens der Hydathoden bedeutend geringer als bei jüngeren Blättern.

Dass die Wasseraufnahme der welken Blätter thatsächlich durch die Hydathoden erfolgt, ist nach den Ergebnissen der Versuche mit Farbstofflösungen nicht zu bezweifeln. Andere Organe, welche diese Function übernehmen könnten, sind nicht vorhanden.

Ob auch die übrigen Arten der Gattung *Gonocaryum* die vorstehend beschriebenen Hydathoden besitzen, vermag ich nicht anzugeben, da ich bloss *G. pyriforme* untersucht habe. *Platea excelsa* und *Apodytes javanica*, welche gleichfalls zur Familie der Icacinaceen gehören, besitzen die beschriebenen Organe nicht, auch keine denselben ähnlich gebauten. Edelhoff,¹ welcher die »Vergleichende Anatomie des Blattes der Olacineen« studirt hat, und mit Bentham und Hooker die Icacinaceen als III. Tribus zu der genannten Familie rechnet, hat die in Rede stehenden Organe bei keiner der acht von ihm untersuchten Gattungen gefunden. — Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Hydathoden von *Gonocaryum* als metamorphosirte Haare aufzufassen sind. Damit würde übereinstimmen, dass nach Edelhoff an den Laubblättern der Icacinaceen sehr häufig einzellige Haare vorkommen, welche bei *Gonocaryum* fehlen.

¹ Engler's Botanische Jahrbücher, VIII. Bd., 1887, S. 100 ff.

Anamirta Cocculus.

Die Menispermaceen-Gattung *Anamirta* ist im vorderindischen und malayischen Gebiet verbreitet. *Anamirta Cocculus*, eine Liane mit grossen, lederartigen, dunkelgrünen Laubblättern, liefert bekanntlich die giftigen Kokkelskörner und wird als Nutzpflanze cultivirt.

Das Mesophyll, aus typischem Palissadengewebe und Schwammparenchym bestehend, wird von dickwandigen mechanischen Fasern durchzogen, welche bis zur beiderseitigen Epidermis reichen und sich unter derselben nach allen Richtungen hin ausbreiten. Auf beiden Blattseiten erscheinen einzelne Epidermiszellen in sehr charakteristisch gebaute Hydathoden umgewandelt.

Jede Hydathode liegt am Grunde eines kleinen seichten Grübchens und besitzt eine verkehrt trichterförmige, d. i. nach unten zu sich verbreiternde Gestalt. (Taf. II, Fig. 1.) Die Innenwand wölbt sich gewöhnlich mehr oder minder gegen das subepidermale Gewebe vor. Der Inhalt besteht hauptsächlich aus einem mächtig entwickelten Plasmakörper mit ziemlich grossem Zellkern. Die Innen- und Seitenwände sind unverdickt und zeigen mit Phloroglucin und Salzsäure schon frühzeitig eine ebenso intensive Rothfärbung, wie die Wandungen der Gefässe und Tracheiden. Sie sind demnach als verholzt zu betrachten.

Der interessanteste Theil der Zelle ist ein eigenthümlicher Filtrirapparat, welcher der verdickten Aussenwand der Hydathode eingesetzt erscheint. In der Mitte der Aussenwand springt eine kurze Membranpapille vor, die sich nach innen zu in einen cystolithenartigen Membranzapfen fortsetzt, welcher an seinem Ende gewöhnlich knorrig oder korallenartig verzweigt ist. (Taf. I, Fig. 5—9.) Dieser Membranzapfen wird von einem engen Canale durchzogen, welcher sich bis in die Papille hinein erstreckt und sich hier mehr oder minder stark erweitert. Da am Scheitel der Papille die Cuticula fehlt und die Cellulose-schicht verschleimt ist, so stellt die Papille einen offenen, mit Schleim erfüllten Trichter vor, dessen Lumen nach unten zu in den engen Canal ausläuft, welcher den Zapfen durchzieht. Zuweilen fehlt die Cuticula auf dem Papillenscheitel nicht

gänzlich, sondern erscheint bloss siebartig durchlöchert. (Taf. II, Fig. 11.)

Die feinere Structur des Zapfens wird besonders deutlich, wenn man die Schnitte einige Stunden lang in Eau de Javelle liegen lässt. Nun sieht man, dass sich der enge Canal bedeutend erweitert hat. Die an ihn angrenzenden Membranschichten sind offenbar von weicherer, auch chemisch abweichender Beschaffenheit und werden von der Javelle'schen Lauge angegriffen, respective gelöst. Je jünger das Blatt war, welches zur Untersuchung diente, desto dünner erscheint nach Behandlung mit dem genannten Reagens die äussere, widerstandsfähige Membranpartie des Zapfens. (Taf. II, 5, 8, 9.) Dieselbe ist, wie die intensive Rothfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure lehrt, sehr stark verholzt, während die Papille bloss an ihrer Basis Verholzung erkennen lässt. In seinem mittleren und unteren Theile zeigt der Zapfen häufig eine deutliche, zarte Querstreifung, welche bei sehr genauer Einstellung und an sehr günstigen Objecten auf das Vorhandensein von schmalen, querspaltenförmigen Tüpfeln zurückführbar ist, welche an der äussersten verholzten Membranschicht auftreten. (Fig. 10.)

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Hydathoden schon sehr frühzeitig angelegt und ausgebildet werden. Das jüngste Stadium, welches ich beobachtet habe, ist in Fig. 2 abgebildet. Die Papille erscheint hier noch als eine zarte Ausstülpung der Aussenwand. Sehr bald verdickt sich aber die Membran, und zwar in der Art, dass die Papille nunmehr eine ganz homogene Zellstoffmasse vorstellt, welche nach innen zu einen kurzen knötchenförmigen Vorsprung zeigt, die Anlage des Zapfens (Fig. 3). Während nun dieser sehr rasch heranwächst, wobei sein knorriges und verzweigtes Ende zunächst ein feinkörniges Aussehen zeigt, erfährt die Cuticula, welche anfangs die ganze Papille gleichmässig überzieht, am Scheitel der letzteren jene Veränderungen, welche schliesslich zu ihrer Auflösung führen. Sie erscheint hier zunächst weniger stark lichtbrechend als an den Seiten (Fig. 4), ihre Begrenzung wird immer zarter, undeutlicher und schliesslich wird sie, anscheinend nach vorausgehender Zerbröckelung, gänzlich resor-

birt. (Fig. 5.) Nun bildet sich durch Verschleimung der Membran der Trichter aus, welcher sich in den gleichfalls durch innere Differenzirung entstandenen engen Canal des Zapfens fortsetzt. Ein interessantes Stadium wird durch Fig. 6 dargestellt, in welchem die eben verschleimende Membran des Papillenscheitels ganz deutliche Schichtung zeigt.

Dass die Papille mitsammt dem Zapfen einen sehr zweckmässig gebauten Filtrirapparat vorstellt, durch welchen das Wasser ein- und austritt, wird auch durch die physiologischen Beobachtungen und Experimente bestätigt. Die an ihrem Scheitel verschleimende und der Cuticula entbehrende Papille erinnert lebhaft an das Zäpfchen der Hydathoden von *Gonocaryum*. Da der den Zapfen durchziehende Canal nicht direct in das Zellumen mündet, so muss die zuweilen korallenartige Verzweigung des Zapfenendes als eine vortheilhafte, der Vergrösserung der Filtrationsfläche dienende Einrichtung bezeichnet werden. Es macht sich hier mutatis mutandis dasselbe Bauprincip geltend wie bei der Verzweigung mancher Pilzhaustorien (z. B. *Peronospora calotheca* u. A.).

Wenn die Hydathode über dem Palissadengewebe liegt, so neigen sich die unmittelbar an sie angrenzenden Zellen häufig radienartig gegen sie zu und zeichnen sich durch Chlorophyllarmuth oder -Mangel aus (Fig. 1). Dass diese Eigenthümlichkeit mit der Wasserzu- und -Abfuhr im Zusammenhange steht, ist sehr wahrscheinlich, dasselbe gilt für den Reichthum an grossen rundlichen Tüpfeln, welchen die schwach verdickten Parenchymzellen aufweisen, die sich zwischen den mechanischen Strängen und den darüber liegenden Hydathoden befinden.

Auf der Oberseite des Blattes treten die Hydathoden spärlicher auf, als auf der Unterseite. Die erstere weist durchschnittlich vier solcher Apparate pro Quadratmillimeter auf, die letztere dagegen zehn.

Wenn man die Blätter Morgens im Freien beobachtet, so findet man sie stets auf Ober- und Unterseite mit zahlreichen Tropfen und Tröpfchen bedeckt, und zwar auch dann, wenn Nachts kein Thaufall eingetreten war. Für die andauernde Feuchtigkeit, welche in den kleinen Grübchen herrscht, auf deren Grund sich die Hydathoden befinden, spricht das regel-

mässige Vorkommen von Bakterien, welche sich hier in Form von zahlreichen Coccen angesiedelt haben. Dieselben sind in eine Schleimmasse eingebettet, welche das Grübchen auskleidet oder auch vollständig ausfüllt. (Übrigens habe ich das Vorkommen »epiphyller Bakterien« im feuchten Klima Westjawas auch sonst nicht selten beobachtet.) Als Nährstoffe dienen den über den Hydathoden vegetirenden Bakterien offenbar die geringen Mengen organischer Substanz, welche zugleich mit dem Wasser ausgeschieden werden.

Von den Druckversuchen will ich bloss einen beschreiben, welcher mit einem zwar ausgewachsenen, aber noch jüngeren Blatte angestellt wurde. Die Höhe der Quecksilbersäule betrug 40 *cm*. Nach drei Stunden erschienen auf Ober- und Unterseite des Blattes äusserst zahlreiche, ganz kleine Wassertröpfchen. Nach weiteren anderthalb Stunden waren dieselben schon ansehnlich grösser geworden, doch immer noch klein. Nunmehr wurde die eine Blatthälfte sorgfältig abgetrocknet und mit sublimathältigem Alkohol bepinselt. Nach drei Stunden war dieselbe fast vollkommen trocken, dafür trat in ihr eine viel reichlichere Injection der Intercellularen auf, als in der intact gebliebenen Hälfte, auf welcher die Wasserausscheidung beiderseits unvermindert fort dauerte. Nun wurde gegen Abend die eine Blatthälfte, um alle Hydathoden zu tödten, nochmals bepinselt. Am nächsten Morgen war dieselbe an zahlreichen Stellen zwischen den Nerven gebräunt, und hier allein, wo offenbar alles Gewebe getödtet war, trat reichliche Tropfenausscheidung auf. Die grünen, am Leben gebliebenen Blattpartien dagegen waren vollständig trocken geblieben, zeigten aber dafür sehr reichliche Injection der Durchlüftungsräume. Die intacte Blatthälfte war wieder mit zahlreichen, ziemlich grossen Wassertropfen bedeckt und verhältnissmässig nur schwach injicirt.

Aus den Ergebnissen dieses Versuches geht deutlich hervor, dass die plasmareichen Hydathoden nicht einfach die Stellen geringsten Filtrationswiderstandes repräsentiren, dass dieselben vielmehr bei der Wasserausscheidung eine active Rolle spielen, als »Wasserdrüsen« fungiren. Der im Wasserleitungssystem herrschende

hydrostatische Druck wird von den lebenden Hydathoden, wenn er eine gewisse Grenze erreicht hat, als Reiz percipirt, worauf dann dieselben mit der Wasserausscheidung antworten. Da die Hydathoden nicht direct an das Wasserleitungssystem grenzen, so ist allerdings anzunehmen, dass in irgend einer Form Reizübertragung stattfindet, doch würde eine Discussion der diesbezüglichen Möglichkeiten auf ein zu hypothetisches Feld führen. Ebenso lässt sich nichts Näheres über die Thatsache aussagen, dass, wenn nicht bloss die Hydathoden, sondern das ganze Blattgewebe getödtet wurde, neuerdings Wasserausscheidung stattfindet. Hier handelt es sich selbstverständlich um einen blossen Filtrationsprocess, wobei es ganz ungewiss ist, ob der Wasserdurchtritt überhaupt durch die Hydathoden erfolgt.

Versuche mit Farbstofflösungen ergaben so wie bei *Gonocaryum* einen ungemein raschen Eintritt derselben in das Lumen der Hydathoden. Dabei wurde die Papille gewöhnlich intensiv tingirt. Auch Lebendfärbung mit Methylenblau wurde versucht. Sie führte wie bei *Gonocaryum* zu einem positiven Resultate, doch dauerte es weit länger bis sich der Zellsaft deutlich gefärbt hatte. Immerhin trat in 0·01 procentiger Lösung bereits nach zwei Stunden Blaufärbung des Zellsaftes ein. Der Inhalt der Epidermiszellen blieb farblos.

Die Wasseraufsaugungsversuche lieferten das erwartete Resultat. Ein jüngeres (I) und ein älteres (II) Blatt wurden zwei Stunden lang welken gelassen, dann mit den Spreiten in Wasser getaucht und nach vier Stunden wieder gewogen. Nachstehend folgen die ermittelten Gewichte:

Blatt	Anfangsgewicht	Gewicht im welken Zustande	Gewicht nach vierstünd. Verweilen in Wasser	Gewichtszunahme in Procenten des Anfangsgewichtes
I	3·99 g	3·55 g	3·83 g	7
II	5·98 g	5·08 g	5·44 g	6

Die Blätter hatten also ziemlich reichlich Wasser aufgenommen, und zwar das jüngere etwas mehr als das ältere. Dass die Absorption durch die Hydathoden erfolgt, kann wohl keinem Zweifel unterliegen.

Bei anderen Menispermaceen habe ich derartig gebaute Hydathoden, wie sie im Vorstehenden für *Anamirta Cocculus* beschrieben wurden, nicht gefunden. Für die Annahme, dass dieselben aus einzelligen Haaren entstanden sind, liegt kein Anhaltspunkt vor. Eher könnte man mit Rücksicht auf die Gestalt des nach innen vorspringenden Membranzapfens an umgewandelte Cystolithenzellen denken. Doch ist auch dies in hohem Grade unwahrscheinlich, da bei den Menispermaceen, soviel mir bekannt, Cystolithen noch nicht beobachtet worden sind.

C. Trichome als Hydathoden.

Phaseolus multiflorus.¹

Moll hat in seiner oben erwähnten Abhandlung (S. 47, 48) zwei Druckversuche mit Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* beschrieben. Bei einem Quecksilberdruck von 20, respective 15 cm trug in dem einen Falle die obere wie die untere Blattfläche beider Primordialblätter nach 19 Stunden »eine sehr grosse Zahl kleiner Wassertropfen, über die ganze Fläche zerstreut, aber zumal in der Nähe der Nerven«; im anderen Falle war bloss die Unterseite der Blätter stark benetzt, die Oberseite trocken. Da Moll nicht angibt, ob das Wasser an histologisch besonders gebauten Stellen der Blattoberfläche austritt, so habe ich die Primordialblätter sowohl wie die gewöhnlichen Laubblätter daraufhin untersucht und sofort in kleinen keuligen Drüsenhaaren die vermutheten Hydathoden gefunden. Dass diese Drüsenhaare thatsächlich als wasserausscheidende und -aufsaugende Organe fungiren, wird später auf experimentellem Wege nachgewiesen werden. Zunächst möchte ich aber auf ihren anatomischen Bau und ihre Vertheilung eingehen.

Das Drüsenhaar besteht aus einer grossen, meist etwas blasig aufgetriebenen Fusszelle und einem gewöhnlich aus vier Zelletagen aufgebauten, keuligen Haarkörper (Taf. I, Fig. 13).

¹ Alle auf diese Pflanze bezüglichen Untersuchungen wurden im Grazer botanischen Institute angestellt.

Die oberste, häufig auch die angrenzende Zelle wird durch eine Längswand getheilt. Nicht selten tritt in einer oder der anderen der beiden Endzellen noch eine antikline oder auch perikline Wand auf (Taf. I, Fig. 12). Der Haarkörper ist an seiner Basis stark gekrümmt, so dass er sich fast an die Epidermis anlegt (Fig. 14). Die Krümmung erfolgt fast immer in der Richtung gegen die Blattspitze, respective den Rand zu, am Blattstiel und Stengel nach aufwärts. Der keulige Haarkörper ist parallel zur Organoberfläche etwas abgeflacht, verbreitert. Der Inhalt seiner Zellen ist farblos und besteht aus stark entwickelten Plasmakörpern mit grossen Zellkernen, von denen aus in den oberen Zellen dicke Plasmastränge gegen den Wandbelag sich erstrecken. Die Kerne sind in den oberen Zellen der Längswand genähert, in den unteren Zellen central gelagert. Der Plasmakörper der Fusszelle beschränkt sich auf einen dünneren Wandbelag, in welchem der Zellkern liegt. Ausser dem Kerne enthält das Cytoplasma noch sehr kleine farblose, runde Körperchen (keine Stärke), deren Natur ich nicht näher studirt habe; möglicherweise sind es winzige Leukoplasten.

Der Zellsaft ist farblos. Mit Kaliumbichromat färbt er sich (beim Erhitzen) etwas intensiver braungelb als der Zellsaft der Epidermiszellen, doch kommt es zu keinem Niederschlag. Mit Eisenchlorid (erhitzt) nimmt der Inhalt der Drüsenzellen eine schmutzig braun-grüne Farbe an; ähnlich, doch schwächer färbt sich der Inhalt der Epidermiszellen; kein Niederschlag. Schwefelsaures Eisen erzeugt beim Erhitzen in den Drüsen- und Epidermiszellen einen ziemlich grobkörnigen, rostrothen bis schwarz-braunen, aber nur spärlichen Niederschlag. Eine 0·1procentige Lösung von Ammoncarbonat bewirkt selbst nach 24stündiger Einwirkung keine Fällung. — Allem Anscheine nach ist demnach im Zellsaft der Drüsenhaare eine geringe Menge von Gerbstoff enthalten. — Die Kupferreaction (nach Arthur Meyer) blieb in den über dem Palissaden- und Schwammparenchym befindlichen Drüsenhaaren aus, dagegen scheiden sich in den über den Nerven befindlichen Drüsen, gleichwie im Nervenparenchym selbst, ziemlich reichliche Körnchen von Kupferoxydul aus, was auf das Vorhandensein von Glykose im Zellsaft schliessen lässt.

Ebensowenig wie im Zellinhalt kommt es in den Aussenwänden der Zellen des Drüsenhaares zur Bildung eines öligen, harzigen oder gummiartigen Secretes. Die Aussenwände sind in allen Altersstadien sehr dünn, von einer Cuticula bekleidet, die niemals durch ein in der Wand entstandenes Secret emporgehoben und zerrissen wird. Der Ausdruck »Drüsenhaar« bezieht sich demnach bloss auf die Function des Haares als »Wasserdrüse«.

Auf der Blattunterseite treten die Drüsenhaare zahlreicher auf als auf der Oberseite, doch ist die Art ihrer Vertheilung beiderseits dieselbe. Am häufigsten sitzen sie unterseits unmittelbar neben den Blattnerven, wo ihre durchschnittliche Entfernung von einander 0.2 mm beträgt. Doch treten sie häufig auch auf den Nerven selbst auf. Ebenso kommen sie beiderseits in den Maschen des Gefässbündelnetzes über dem Palissaden- und Schwammparenchym vor, wobei man dann oft beobachten kann, dass eine möglichst grosse Anzahl von subepidermalen Zellen den Anschluss an die blasige Fusszelle des Drüsenhaares zu erreichen sucht. Eine Anschluss- und Zuleitungseinrichtung anderer Art, die gleichfalls zuweilen vorkommt, ist in Fig. 15 abgebildet. Man sieht, wie zwei Reihen von langgestreckten Epidermiszellen vom Blattnerve zu dem etwas seitlich gelagerten Drüsenhaar hinleiten.

Blattstiele und Stengel sind gleichfalls mit Drüsenhaaren versehen. — Besonders zahlreich treten sie auf der Unter- (Aussen-) Seite der Nebenblätter auf. Die Stipellen tragen namentlich in ihrer oberen Hälfte zahlreiche Drüsenhaare, besonders am Rande, wo sie häufig zu ganzen Gruppen (3—5) vereinigt sind (Taf. I, Fig. 16). Übrigens grenzen auch auf den Laubblättern nicht selten 2—3 Drüsenhaare unmittelbar aneinander.

Ich gehe nun zur Besprechung der Experimente über.

Die Druckversuche, welche hauptsächlich mit Keimpflanzen, die erst ihre beiden Primordialblätter vollständig entfaltet hatten, angestellt wurden, ergaben das schon von Mol beschriebene Resultat. Bei einem Druck von 18—22 *cm* Quecksilber (Temperatur 18—19° C.) blieben die Blattoberseiten fast immer vollkommen trocken; nur manchmal, und zwar an

jüngeren Blättern, traten längs der Blattnerven ineinanderfließende kleine Tröpfchen auf. Die Blattunterseiten dagegen waren gewöhnlich schon nach 10 Stunden stark benetzt, wobei vereinzelte Tröpfchen in den Maschen des Gefäßbündelnetzes auftraten, während die Rinnen zu beiden Seiten der Blattnerven kontinuierlich benetzt waren. Das abfließende Wasser tropfte langsam von den Blattspitzen ab. Bei einer etwas älteren Pflanze verlief der Versuch in folgender Weise. Die Höhe der Quecksilbersäule betrug anfänglich 23 *cm*, nach 24 Stunden noch 18.5 *cm*. Die Primordialblätter waren nach 20 Stunden oberseits trocken, unterseits reichlich betropft. Das älteste typische Laubblatt, welches bereits völlig ausgewachsen war, zeigte auf den Oberseiten seiner Fiederblätter eine sehr schwache Benetzung längs der Blattnerven, die Unterseiten waren stark benetzt. Das zweite, fast ausgewachsene Laubblatt war oberseits fast ebenso reichlich mit kleinen Tropfen bedeckt wie unterseits. Das dritte Blatt, dessen Endblättchen etwas über 3 *cm* lang war, zeigte auf beiden Blattseiten eine sehr reichliche Benetzung. Daraus ergibt sich, dass die Hydathoden der Blattoberseite die Fähigkeit, Wasser auszuschcheiden, verlieren, sobald das Blatt vollkommen ausgewachsen ist, während die Secretion auf der Unterseite noch ungeschwächt fort dauert, vorausgesetzt natürlich, dass die dazu nöthigen Voraussetzungen, ein genügend hoher hydrostatischer Druck im Wasserleitungssystem und gehemmte Transpiration, gegeben sind.

Eine reichliche Benetzung zeigten stets auch die jüngeren Blattstiele und Stengelinternodien. Auch die Nebenblätter schieden reichlich Wasser aus und an den Stipellen hingen oft ganz grosse Wassertropfen.

Dass das Wasser bloss seitens der oben beschriebenen Drüsenhaare ausgeschieden wird, ergibt sich schon aus der vollständigen Übereinstimmung zwischen der Anordnung und Vertheilung der Drüsenhaare und der Ausgiebigkeit der Secretion an den verschiedenen Stellen der Blätter, respective der Pflanze. Dem zahlreicheren Auftreten der Drüsenhaare längs der Blattnerven entspricht das Ineinanderfließen der Wassertropfen, welches hier stattfindet; die oft ganz grosse Tropfen aus-

scheidenden Stipellen sind an ihren Rändern mit besonders zahlreichen Drüsenhaaren versehen. Dass die Secretion nicht durch die bekannten hakig gebogenen Kletterhaare erfolgt, geht schon aus ihrer Dickwandigkeit und starken Cuticularisirung, besonders in ihrer basalen Partie, hervor und dass das Wasser auch nicht aus den beiderseits auftretenden Spaltöffnungen heraustritt, ergibt sich ohneweiters aus der mangelnden Injection der Intercellularräume des Mesophylls.

Einen schlagenden Beweis dafür, dass nur die geschilderten Drüsenhaare als wasserausscheidende Organe und zwar als activ wirkende Wasserdrüsen fungiren, lieferten die Ergebnisse jener Druckversuche, bei welchen die Drüsenhaare vor Beginn des Versuches mit sublimathältigem Alkohol vergiftet worden waren. Ich verwendete hiezu gewöhnlich eine 0·1 procentige Lösung (ein Gewichtstheil Sublimat und 1000 Gewichtstheile 90 procentigen Alkohols), welche für die derben, fast oder ganz ausgewachsenen Primordialblätter nicht zu stark war. Bei Versuchen mit zarteren Laubblättern empfiehlt es sich die Lösung zu verdünnen. Dieselbe wurde durch einmaliges rasches Bepinseln in ganz dünner Schicht auf die betreffende Blattpartie, deren Drüsenhaare vergiftet werden sollten, aufgetragen. Nach dem Verdampfen des Alkohols wurde dann die schon vorher in der Glasröhre befestigte Keimpflanze sofort in den Glaszylinder gebracht. Die Keimpflanzen dürfen vor der Bepinselung nicht in einem sehr feuchten Raum stehen, weil dann leicht durch die weit geöffneten Spaltöffnungen Alkohol in die Intercellularen dringt und das Mesophyll tödtet. Die in Töpfen gezogenen Keimpflanzen, welche ich benützte, befanden sich am Fenster eines Institutzimmers (Temp. 18—19° C.), wo sie nur in den späteren Nachmittagsstunden direct besonnt wurden. In der Regel wurde mit den Versuchen in den frühen Vormittagsstunden begonnen. Unter diesen Umständen drang niemals Alkohol in die Intercellularen ein und die bepinselten Blätter oder Blattpartien machten einen ganz gesunden, vollkommen unversehrten Eindruck. Ich will gleich erwähnen, dass eine Bepinselung mit blossem Alkohol nicht hinreicht, um die Drüsenhaare zu tödten und die Secretion hintanzuhalten.

Die wiederholt ausgeführten Versuche ergaben übereinstimmend das Resultat, dass jene Blätter oder Blattpartien, deren Drüsenhaare vergiftet waren, bei einem Druck von 18—22 *cm* Quecksilber kein Wasser ausschieden, sondern vollkommen trocken blieben. Bloss an ganz vereinzelt Stellen, wo die Epidermis kleine Verletzungen aufwies, traten nach vorausgegangener streng localer Injection allmählig immer grösser werdende Wassertropfen aus; hier handelte es sich offenbar um einen blossen Filtrationsprocess. Dass aber die normale Secretion nach Vergiftung der Drüsenhaare vollständig unterbleibt, beweist erstens, dass diese letzteren es sind, durch welche das Wasser ausgeschieden wird und zweitens, dass die Wassersecretion eine Function der lebenden Protoplasten der Drüsenhaare ist. Mit Rücksicht auf den anatomischen Bau, auf die mächtige Ausbildung der Protoplasten dieser Organe, war das allerdings schon von vornherein sehr wahrscheinlich. Würde es sich der Pflanze bloss um die Herstellung von Stellen geringsten Filtrationswiderstandes in der Epidermis gehandelt haben, so würden dieselben wohl einen ganz anderen Bau aufweisen.

Wenn bloss eine Hälfte der Blattunterseite (rechts oder links von der Mittelrippe) mit sublimathältigem Alkohol bepinselt worden war, so schied die andere Hälfte um so reichlicher Wasser aus. Es kam zu keiner Injection der bepinselten Blathälfte mit Wasser. Die intacten Drüsenhaare der anderen Hälfte reichten aus, um die Wasserausscheidung auf der zur Verhütung der Injection nöthigen Höhe zu erhalten. Wenn aber die ganze Blattunterseite bepinselt wurde, dann trat bei gänzlich ausbleibender Secretion eine allmähliche, gleichmässige Injection der Intercellaren ein. Die Drüsenhaare der Blattoberseite, welche bereits zu functioniren aufgehört hatten, waren nicht im Stande, neuerdings Wasser auszuschieden und so die Injection zu verhüten. Wenn andererseits ein jüngeres Fiederblatt, dessen oberseitige Drüsenhaare noch Wasser ausscheiden, auf der eben genannten Seite bepinselt wird, so bleibt dieselbe beim Druckversuche trocken

doch tritt, da die Unterseite reichlich secernirt, keine Injection der Inter-cellularen ein.

Wie die mikroskopische Untersuchung nach Beendigung des Versuches lehrt, sind die vergifteten Drüsenhaare abgestorben, die Plasmakörper fixirt, häufig etwas gebräunt. Nach einigen Tagen sind die Haare meist stark kollabirt. Die Fusszelle des Drüsenhaares blieb stets am Leben, wie aus der durch Kochsalzlösung eingeleiteten Plasmolyse unzweifelhaft hervorging. Daraus ergibt sich, dass diese Zelle nicht die Fähigkeit hat, Wasser zu secerniren; damit stimmt auch ihr geringerer Plasmareichthum überein. Sie vermittelt bloss die Wasserzufuhr zu dem eigentlichen Drüsenkörper.

Um die Activität der Drüsenhaare bei der Wassersecretion auch noch auf andere Weise darzuthun, stellte ich auch einige Chloroformirungsversuche an. Da aber die Ergebnisse derselben nicht so beweisend waren, wie die der Vergiftungsversuche, so unterlasse ich es, näher auf dieselben einzugehen. Immerhin möge ein solcher Versuch beschrieben werden. Ein Keimling mit zwei ausgewachsenen Primordialblättern, welcher bei einem Quecksilberdruck von 22 *cm*, der allmählig auf 18 *cm* sank, reichlich Wasser ausgeschieden hatte, wurde nach sorgfältiger Abtrocknung der benetzten Blattunterseiten in der Weise chloroformirt, dass man in den circa 3·6 *l* fassenden Glaszylinder, in welchen die Glasröhre mit dem Keimling gesenkt wurde, einen 1·5 *cm* breiten und 16 *cm* langen, mit Chloroform getränkten Fliesspapierstreifen hinabhängen liess und für einen luftdichten Abschluss der Cylinderöffnung sorgte. Nach fünf Stunden waren die Blattunterseiten noch trocken. Nun wurde der Keimling in einen anderen, nicht mit Chloroformdampf erfüllten Glaszylinder übertragen, worauf nach weiteren fünf Stunden die wiederbeginnende, wenn auch sehr schwache Wassersecretion zu beobachten war. Nach weiteren 14 Stunden waren die Blattunterseiten ziemlich reichlich benetzt. Aus diesem Versuche geht jedenfalls hervor, dass eine nicht zu lang dauernde Chloroformirung des Blattes die Wasserausscheidung zu unterbrechen im Stande ist, was wieder darauf hinweist, dass letztere kein einfacher Filtrationsprocess, sondern ein Lebensvorgang ist. — Wenn bei zu starker Chloroformirung

die Keimlinge getödtet wurden, so trat bei den Druckversuchen zunächst eine gleichmässige, mehr oder minder vollständige Injection der Intercellularen ein, worauf alsbald auch reichliche Tropfenausscheidung erfolgte. Die ausgeschiedene Flüssigkeit war gelblich gefärbt. Diese leicht verständliche Erscheinung bedarf keiner näheren Erörterung.

Dass welke Primordialblätter von *Phaseolus multiflorus* mittelst ihrer Oberflächen reichlich Wasser aufnehmen und ihre ursprüngliche Frische und Turgescenz wiedererlangen, ist bereits von Boehm¹ nachgewiesen worden. Von der Richtigkeit dieser Angabe kann man sich leicht durch Wägung überzeugen. So wog z. B. ein welches Primordialblatt zu Beginn des Versuches 1·23 g; nachdem es mit Ausnahme des Blattstieles vier Stunden lang unter Wasser getaucht war, betrug sein Gewicht nach sorgfältigem Abtrocknen 1·45 g, die Wasseraufnahme betrug also über 17 % des Anfangsgewichtes. Das Blatt war nun wieder ganz frisch und turgescens geworden. Dass die Absorption des Wassers hauptsächlich durch die Blattunterseite erfolgt,² lehrt folgender Versuch. Ein frisch abgeschnittenes Primordialblatt wog 0·768 g, nach einstündigem Welken bei directer Insolation 0·682 g. Nach zwei Stunden betrug das Gewicht des mit seiner Oberseite auf dem Wasser schwimmenden Blattes 0·69 g, nach sechs Stunden 0·694 g, was einer Gewichtszunahme von bloss 1·2, respective 1·7% entspricht. Diese geringe Wasseraufnahme gab sich auch dadurch zu erkennen, dass das Blatt nach sechsständigem Schwimmen auf dem Wasser noch fast ebenso welk und schlaff war wie zu Beginn des Versuches.

Die schon von vorneherein wahrscheinliche Annahme, dass die Absorption des Wassers durch dieselben Organe vermittelt wird, welche die Wasserausscheidung besorgen, wurde durch Lebendfärbung der Drüsenhaare mit 0·0005 procentiger Methylenblaulösung gestützt. Ein ausgewachsenes Primordial-

¹ Über die Aufnahme von Wasser und Kalksalzen durch die Blätter der Feuerbohne, Landwirthschaftl. Versuchsstation, 1877, I. Heft.

² Vergl. J. Wiesner, Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen, Sitzungsber. der kaiserl. Akademie, LXXXVI. Bd., I. Abth., 1882.

blatt, welches mit Ausschluss des Blattstieles 24 Stunden lang in die Lösung eingetaucht war, wies nun zwar schwach, doch deutlich blau gefärbte Drüsenhaare auf, während die gewöhnlichen Epidermiszellen, wie die Spaltöffnungszellen und Kletterhaare vollständig ungefärbt waren. In den Drüsenhaaren war bloss der Zellsaft blau gefärbt (ohne körnige Ausscheidung), das Plasma farblos. Das langsame Eintreten der Lebendfärbung hängt wahrscheinlich mit den geringen Gerbstoffmengen zusammen, welche im Zellsaft gelöst sind. Aus der Thatsache, dass die Epidermiszellen, obwohl sie gleichfalls in geringem Masse gerbstoffhaltig sind, dennoch ungefärbt bleiben, geht hervor, dass die Permeabilität der cutinisirten Zellmembran (und der Plasmahaut) für den genannten Farbstoff und wohl auch für Wasser und andere Verbindungen¹ bei den Drüsenhaaren eine grössere ist als bei den gewöhnlichen Epidermiszellen, Hakenhaaren und Schliesszellen. Die Beobachtung, dass auch die Drüsenhaare der Blattoberseite Methylenblau speichern, während doch die Aufnahme von Wasser durch die Blattoberseite eine ganz geringe ist, befremdet nur im ersten Augenblick. Man darf eben nicht vergessen, dass die Aufnahme und Speicherung des Farbstoffes, wie Pfeffer nachgewiesen hat, ein von der Lebensthätigkeit des Protoplasmas unabhängiger Vorgang ist, was für die Aufnahme und einseitige Weiterbeförderung des Wassers eben nicht gilt. Diese Fähigkeit kann der Protoplast schon lange vor seinem Absterben verlieren, während die Farbstoffspeicherung noch ungeschwächt fort dauert. Übrigens scheint auch die Lebendfärbbarkeit mit dem Alter abzunehmen.

Phaseolus multiflorus stammt aus Südamerika, wo die Pflanze wohl unter klimatischen Verhältnissen zu Hause ist, welche das Vorhandensein wasserausscheidender und -absorbirender Hydathoden als biologisch vortheilhaft erscheinen lassen.

Eine Untersuchung über das Vorkommen derartiger und ähnlich gebauter Hydathoden bei anderen Papilionaceen lag

¹ Böhm hat l. c. auch die Aufnahme von Kalksalzen durch die Feuerbohne constatiren können.

nicht im Plane dieser Arbeit. Doch dürften dieselben in dieser Familie aus dem Grunde ziemlich verbreitet sein, weil Wasserspalten mit Epithemen darunter, an den Laubblättern der Papilionaceen anscheinend nicht vorkommen.¹ Wie mannigfaltig übrigens der Bau dieser Organe bei den Papilionaceen sein dürfte, geht deutlich aus der nachstehenden Schilderung hervor.

Machaerium oblongifolium Vog.

Dieser zu den Dalbergieen gehörige kletternde Papilionaceenstrauch, welcher mit den zahlreichen anderen Arten dieser Gattung in den Wäldern Brasiliens zu Hause ist, wird im Buitenzorger Garten unter dem Namen *Desmodium velutinum* (Teijsmann en Binnendijk, Catalog. secund.) cultivirt.² Die Laubblätter sind dreizählig, mit einem grossen (circa 5—6 cm langen und 3·5 cm breiten) Endblatte und zwei bedeutend kleineren Fiederblättern versehen.³ Die Spreiten sind auf Ober- und Unterseite ziemlich dicht behaart. Die nachstehend zu schildernden Haare fungiren als Hydathoden.

Das Haar besteht aus einem fünf- bis sechszelligen Fussstück und dem zweizelligen Haarkörper (Taf. II, Fig. 12). Die lange zugespitzte Endzelle dieses letzteren ist im ausgewachsenen Zustande abgestorben. Ihre Wände sind ziemlich stark verdickt, zeigen mehr oder minder deutliche Schichtung und färben sich mit Phloroglucin und Salzsäure roth, sind also verholzt. Besonders stark tritt die Verholzung im basalen Theile dieser Zelle auf. Die Cuticula, welche die verholzten Membranschichten überzieht, ist mit zahlreichen kleinen Knötchen versehen. Gegen die untere kurze Zelle des Haarkörpers grenzt sich die obere lange Zelle mit einer schräg gestellten Wand ab, welche auf der der letzteren Zelle zugekehrten Seite sehr stark verdickt und verholzt ist. Die Verdickungsschichten wölben sich convex gegen das Zellumen vor. In der Flächen-

¹ Vergl. Volkens l. c. S. 194.

² Auf Veranlassung Schenck's (Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, I. Theil, S. 216) constatirte Taubert die Identität der in Buitenzorg unter obigem Namen cultivirten Pflanze mit *Machaerium oblongifolium* Vog.

³ Vergl. Schenck, l. c. S. 217.

ansicht weist diese schräge Querwand zahlreiche, etwas schief ansteigende Tüpfel auf (Taf. II, Fig. 13).

Die kurze untere Zelle des Haarkörpers bildet mit dem fünf- bis sechszelligen Fussstück den lebenden plasmareichen Theil des ganzen Apparates. Die Seitenwände jener Zelle sind gleichfalls stark verdickt und in hohem Grade cutinisirt. Die Wände werden von einem mächtigen Plasmabelage ausgekleidet, in dem auch der ziemlich grosse Zellkern liegt. Plasmastränge durchziehen den Zellsafräum.— Das Fussstück besteht aus der etwas höheren Basalzelle und aus 4—5 etagenförmig übereinander liegenden, ganz flachen, circa $0\cdot004\text{ mm}$ hohen Scheibenzellen, welche alle sehr plasmareich sind. Die Kerne liegen meist in der Mitte der Zellen. Die Querwände sind in diesem Theile des Apparates, bis auf die immer dicker werdenden Randpartien, sehr zart; auch die gegen das Mesophyll etwas vorgewölbte untere Wand der Basalzelle ist dünn; dasselbe gilt für ihre an die benachbarten Epidermiszellen angrenzenden Seitenwände, während die Scheibenzellen seitlich sehr dicke cutinisirte Wände besitzen, an welche sich die verdickten und gleichfalls cutinisirten Randpartien der Querwände wie Ringleisten ansetzen. Bei Behandlung mit Schwefelsäure und 20procentiger Chromsäurelösung erhält man zunächst Präparate, welche das in Fig. 14 dargestellte Aussehen zeigen. Die verholzten Wände der Endzellen werden bis auf die Cuticula gelöst. An Stelle der schiefen Querwand erscheint ein grosses, länglich-ovales Loch. Die zarten unverdickten Partien der übrigen Querwände werden successive von unten nach oben aufgelöst. So bleiben zunächst nur die cutinisirten Seitenwände mit den erwähnten Ringleisten übrig; später quellen auch diese zu einer feinkörnigen Masse auf.

Ob und welche Arbeitstheilung mit der verschiedenen Ausbildung der Zellen des lebenden Theiles der Hydathode verknüpft ist, lässt sich nicht angeben. Dass die so auffallende Zertheilung des Fussstückes in eine Anzahl flacher »Scheibenzellen« mit der Function des ganzen Apparates in irgend einem Zusammenhange steht, ist wohl anzunehmen, doch bleibt sie räthselhaft. Bemerkenswerth ist, dass auch die Fussstücke der

von Schimper¹ untersuchten wasserabsorbirenden Schuppenhaare der Bromeliaceen in eine, wenn auch geringere Anzahl von flachen Zellen gegliedert sind. — Der Aus- und Eintritt des Wassers findet offenbar, im Hinblick auf die starke Cutinisierung der Seitenwände des lebenden Theiles des Apparates, durch die verholzte, schief gestellte Querwand statt, welche die lange von der kurzen Haarzelle trennt. Dafür spricht auch die Schiefstellung der Wand, wodurch eine grössere Durchtrittsfläche gewonnen wird, dafür sprechen ferner die zahlreichen spaltenförmigen Tüpfel, welche diese Wand aufweist. Aus der abgestorbenen Endzelle filtrirt dann das Wasser ins Freie und umgekehrt. Die Wände derselben sind zwar stark verdickt, doch sind ja bekanntlich verholzte Zellmembranen für Wasser leicht durchlässig.

Was die Anzahl dieser als Hydathoden fungirenden Haare betrifft, so beträgt sie durchschnittlich 35 pro Quadratmillimeter.

Bei wenigen Pflanzen war die Wasserausscheidung seitens der Laubblätter so schön zu beobachten wie bei dieser *Machae-rium*-Art. Alle jüngeren, wenn auch schon ausgewachsenen Blätter waren frühmorgens auf Unter- und Oberseite äusserst reichlich mit Wassertropfen besetzt, während die älteren Blätter bei gleicher Stellung gegen den Horizont auf der Oberseite ganz trocken waren und nur auf der Unterseite je nach dem Alter eine mehr oder minder reichliche Tropfenausscheidung zeigten. Schliesslich hören auch die Haare der Blattunterseite auf, Wasser zu secerniren. Der Contrast zwischen den so reich betropften jüngeren und den oberseits ganz trockenem älteren Blättern war stets in hohem Grade auffallend. Bei spärlicherer Wasserausscheidung liess sich mit der Lupe ganz deutlich wahrnehmen, dass die Tröpfchen entweder an der Basis der Haare oder denselben seitlich ansassen.

Am 17. Februar 1892 wurde um 7 Uhr Morgens ein Zweig mit sechs jüngeren, reichbetropften Blättern möglichst vorsichtig ins Laboratorium gebracht und gewogen. Sein Gewicht betrug im betropften Zustande 4·61 g, im abgetrockneten 2·5 g. Die

¹ A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888, S. 69 ff.

sechs Blätter hatten also unter der Voraussetzung, dass Nachts kein Wasser abtropfte, in den Nachtstunden 2·11 g (d. i. 84⁰/₀ des Zweiggewichtes) Wasser ausgeschieden. In einem anderen Falle betrug die ausgeschiedene Wassermenge 63⁰/₀ des Blattgewichtes.

An älteren Blättern unterbleibt, wie erwähnt, die Ausscheidung von Wasser, und zwar hören die Hydathoden der Blattoberseite früher zu functioniren auf als jene der Unterseite.

Farbstofflösungen dringen ziemlich rasch in die Haare ein. Bei einem derartigen Versuche mit Eosinlösung waren nach sieben Minuten alle Zellen, mit Ausnahme der untersten Fusstückzelle, roth gefärbt.

Die Wasseraufnahme welcher Blätter durch die Haare ist ziemlich ausgiebig. Merkwürdigerweise erfolgt die Absorption seitens der älteren Blätter rascher, als seitens der jüngeren. Unter mehreren Versuchen sei der nachstehende hier mitgetheilt:

	Anfangs- gewicht	Gewicht im welken Zustande	Gewicht nach vierstündigem Verweilen in Wasser	Gewichtszunahme in Procenten des Anfangsgewichtes
Älteres Blatt . .	0·71 g	0·47 g	0·60 g	18
Jüngeres Blatt	0·59 g	0·43 g	0·50 g	12

Während also die älteren Blätter die Fähigkeit, Wasser auszuschcheiden, verlieren, erfährt ihr Wasserabsorptionsvermögen im Gegentheile eine Steigerung. Es findet demnach zwischen jüngeren und älteren Blättern eine Art Arbeitstheilung statt; bei den jüngeren überwiegt die Wasserausscheidung, bei den älteren die Wasseraufsaugung, während erstere schliesslich ganz unterbleibt. Die als Hydathoden fungirenden Haare, welche Anfangs abwechslungsweise Wasser secerniren und absorbiren, werden später ausschliesslich zu Wasserabsorptionsorganen.

Piperaceen.

Alle von mir untersuchten Arten besitzen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter charakteristisch gebaute Trichome,

welche theils als Hydathoden, theils bloss als wasserabsorbierende Organe fungiren.

Peperomia exigua Miq. ist ein in den Gebüschcn zwischen den Glaszclten des Buitenzorger Gartens sehr häufiges, kleines Unkraut, mit glatten zarten Laubblättern, welche in den frühen Morgenstunden beiderseits mit kleinen ausgeschiedenen Wassertröpfchen bedeckt sind. Die obere Epidermis ist sehr hoch und grosszellig, und fungirt als Wassergewebe. Dann folgt das Assimilationsgewebe, das bloss eine einzige Lage von trichterförmigen, zuweilen kurz-palissadenförmigen Zellen bildet, in welchen die spärlichen (4—5), aber sehr grossen Chlorophyllkörner die untersten Wandpartien bekleiden. Dann folgt noch ein chlorophyllloses, grosszelliges, als Wassergewebe dienendes Schwammparenchym, das aus zwei Zelllagen besteht, und schliesslich die untere Epidermis.

Auf beiden Blattseiten, namentlich auf der unteren, kommen gleichmässig verstreut ziemlich zahlreiche drüsige Köpfchenhaare vor, welche sammt dem Fussstück aus drei Zellen bestehen (Taf. III, Fig. 1). Die Fusszelle durchsetzt die ganze Epidermis, doch ist sie, da das Köpfchenhaar am Grunde eines kleinen Grübchens auftritt, bedeutend niedriger als diese. Der eigentliche Haarkörper besteht aus einer scheibenförmigen Stielzelle und der Köpfchenzelle. Alle drei Zellen sind sehr plasmareich und mit ziemlich grossen Zellkernen versehen. Die Aussenwand der Stielzelle ist dünn, doch stark cutinisirt; die von einer zarten Cuticula überzogene Wand der Köpfchenzelle verdickt sich allmählig durch Bildung eines schleimigen Secretes, welches die Cuticula abhebt und schliesslich sprengt.¹

Bei einem Quecksilberdruck von 17 *cm* traten bereits nach einer Stunde auf verschiedenen Stellen der Blattober- und -Unterseite kleine, ineinanderfliessende Tröpfchen auf. Nach 16 Stunden waren besonders die jüngeren Blätter beiderseits sehr gleichmässig fein betropft. Bei Betrachtung mittelst der Lupe sah man, dass die Tröpfchen in den kleinen Grübchen sassen, welche die Köpfchenhaare bergen.

¹ Diese Drüsenhaare sind demnach nicht zu verwechseln mit den bekannten, Harz oder Öl führenden Secretbehältern der Piperaceen.

Die welken Blätter nehmen beiderseits rasch Wasser auf und werden wieder turgescent. Ein vierblättriger Spross wog frisch 0·43 g, nach zweistündigem Welken 0·39 g; mit Ausschluss der Schnittfläche unter Wasser getaucht, betrug sein Gewicht nach fünf Stunden 0·44 g, was einer Wasseraufnahme von fast 12% des Frischgewichtes entspricht. Eine Injection der Blattintercellularen war dabei nicht eingetreten.

Die Blätter und Köpfchenhaare von *Peperomia pellucida* Kunth (aus dem Grazer botanischen Garten), die in Guatemala einheimisch ist, zeigen einen ähnlichen Bau, wie die der eben besprochenen Art (Taf. III, Fig. 2). Die oberseitige Epidermis ist gleichfalls als Wassergewebe ausgebildet, das grosszellige Schwammparenchym enthält dagegen Chlorophyllkörner. Die oberseitigen Köpfchenhaare sitzen in etwas tieferen Grübchen als bei *P. exigua*. In der dünnen Aussenwand der Köpfchenzelle findet keine Schleimbildung statt. Ob die Trichome als Hydathoden fungiren, vermag ich nicht anzugeben, da die Druckversuche mit einzelnen Blättern trotz der Höhe des angewandten Druckes (bis zu 38 cm Quecksilber) ein negatives Ergebniss lieferten. Bei der Wuchsart dieser Species konnten nur einzelne Blätter zu den Versuchen verwendet werden, und da ist es immerhin möglich, dass bei der Befestigung der dünnen und sehr weichen Blattstiele in dem Kautschukröhrchen die nöthige Umschnürung so stark war, dass die Wasserleitungsröhren zusammengepresst wurden. Jedenfalls fungiren aber die Köpfchenhaare als wasseraufsaugende Organe. Die Lebendfärbung ergab ein positives Resultat. In 0·0005procentiger Methylenblaulösung waren die Köpfchenzellen bereits nach einer Stunde zwar ganz schwach, aber deutlich blau gefärbt. Bei Wasserentzug durch Kochsalzlösung trat die Blaufärbung viel deutlicher hervor. Nach acht Stunden sind die Vacuolen schön blau gefärbt, das Plasma farblos. Körnchenausscheidung ist nicht zu beobachten. Die Epidermiszellen und alten wie jungen Spaltöffnungszellen bleiben vollständig ungefärbt. Die Farbstoffspeicherung beruht nicht auf dem Vorhandensein von Gerbstoff in den Vacuolen. Mit schwefelsaurem Eisen färbt sich der Inhalt der Köpfchenzelle rostbraun, mit Eisenchlorid ebenso nur viel schwächer. Kaliumbichromat bewirkt bloss eine gelb-

bräunliche Färbung ohne Niederschlag. — Die Wasseraufsaugungsversuche ergaben so wie bei *P. exigua* ein positives Resultat.

Bei *Peperomia scandens* Ruiz et Pav. (aus dem Grazer botanischen Garten, von Peru bis zu den Antillen) besitzen die etwas behaarten Laubblätter oberseits ein drei- bis vierschichtiges Wassergewebe, dessen unterste Lage aus senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen besteht. Die etwas eingesenkten Köpfchenhaare sind wieder dreizellig (Fig. 3). Die dünne Aussenwand der Köpfchenzelle zeigt keine Secretbildung. Die Aussenwand der Stielzelle besitzt unmittelbar über der unteren Querwand einen stark cutinisierten Verdickungsring. Die Fusszelle ist oft sehr langgestreckt und reicht dann bis zur untersten Wassergewebsschicht hinab. Auf der Blattunterseite sind die Fusszellen der Köpfchenhaare kurz, da die Epidermis hier ziemlich niedrig und Wassergewebe nicht vorhanden ist.

Bei Druckversuchen mit mehrblättrigen Sprossen blieben die älteren wie jüngeren Blätter selbst bei einem bis zu 35 cm Quecksilber gesteigerten Druck ganz trocken. Da hierbei eine Zusammenpressung der Wasserleitungsröhren ausgeschlossen war, so ist wohl anzunehmen, dass die Köpfchenhaare dieser Species überhaupt nicht mehr als Hydathoden fungiren. Sie dienen ausschliesslich als wasserabsorbirende Organe, wie aus ihrer Lebendfärbbarkeit mit Methylenblau und aus den Wasseraufsaugungsversuchen hervorgeht. Ein welcher Spross mit zwei jüngeren und zwei älteren Blättern hatte nach 16 Stunden fast 10⁰/₀ seines Frischgewichtes an Wasser mittelst der Köpfchenhaare aufgenommen.

Bei einer von mir im Dschungel von Depok, zwischen Buitenzorg und Batavia gesammelten, nicht näher bestimmten *Piper*-Art fand ich auf beiden Seiten der Laubblätter zahlreiche, wiederum dreizellige, eingesenkte Köpfchenhaare vor. Alle drei Zellen zeichnen sich durch Plasmareichthum aus (Taf. III, Fig. 5). Die Köpfchenzelle ist dünnwandig, die cutinisierte Aussenwand der ziemlich hohen trichterförmigen Stielzelle dagegen ist dicker als die Aussenwand einer gewöhnlichen Epidermiszelle. (Auch die getüpfelten Innenwände der Epidermis sind dicker.) Die dünnwandige Fusszelle ist verbreitert und blasig aufgetrieben.

Der Druckversuch ergab erst bei einer Höhe der Quecksilbersäule von 40 *cm* nach einigen Stunden die Ausscheidung kleiner Wassertröpfchen über den Köpfchenhaaren. Ein Wasseraufsaugungsversuch mit zwei Blättern ergab folgendes Resultat:

	Frischgewicht	Gewicht nach achtstündigem Welken	Gewicht nach 14 stündigem Verweilen in Wasser	Gewichtszunahme in Procenten des Frischgewichtes
Älteres Blatt . .	2·83 g	2·46 g	2·76 g	10
Jüngeres Blatt	1·69 g	1·45 g	1·66 g	14

Das jüngere Blatt hatte also mehr Wasser aufgenommen als das ältere, ohne indess nach 14 Stunden sein anfängliches Frischgewicht vollständig erreicht zu haben.

Bei *Piper nigrum* tritt in der Aussenwand der Köpfchenzelle Secretbildung auf, worauf die abgehobene Cuticula gesprengt wird (Taf. III, Fig. 4). Die dünne Wand des Köpfchens wird nunmehr von Schwefelsäure häufig ganz gelöst, zuweilen entstehen in der Wand bloss grosse Löcher, und manchmal bleibt sie ungelöst. Es scheint also allmählig eine neuerliche Cuticularisirung der Aussenwand einzutreten. Die Seitenwände der ziemlich hohen Stielzelle sind dünn, doch vollständig cutinisirt, dergleichen der auffallend dicke Cellulose ring oberhalb der unteren Querwand, durch welchen das Lumen der Stielzelle in zwei Hälften getheilt wird, die durch eine mehr oder minder enge, kreisrunde Öffnung mit einander communiciren. Die blasige Fusszelle grenzt mit dünnen Wänden an die benachbarten Epidermiszellen; die Wände des einschichtigen grosszelligen Wassergewebes sind ziemlich dickwandig und tüpfelreich. Die Wände, mit welchen die Fusszelle an das Wassergewebe grenzt, sind entweder in ihrer ganzen Ausdehnung zart, oder falls sie gleichfalls verdickt sind, mit Tüpfeln versehen. — Druck- und Wasseraufsaugungsversuche wurden mit dieser Species nicht vorgenommen.

Bei *Chavica officinarum* Miq. und *Piper plantagineum* Lam., wovon erstere Art auf den Sunda-Inseln, letztere von Brasilien bis Jamaica vorkommt, tritt uns ein etwas abweichender Bau der Hydathoden entgegen. Dieselben sind zwar gleichfalls

nur dreizellig, doch ist die Endzelle nicht köpfchenförmig, sondern längsgestreckt, am Ende abgerundet, und die ziemlich hohe Stielzelle erfährt unmittelbar über der Insertionsstelle des Haares eine scharfe Krümmung, so dass das kurze unscheinbare Haar der Epidermis anliegt (Taf. III, Fig. 6).

Bei *Chavica officinarum* sind die Fusszellen der Drüsenhaare isodiametrisch und grenzen zumeist mit verbreiteter Basis an das beiderseits zweischichtige Wassergewebe. Die Stielzelle ist wieder mit stark cutinisirter Aussenwand versehen. Die gestreckte Endzelle zeigt an ihrer Spitze eine immer mehr zunehmende Wandverdickung von homogenem, schwach lichtbrechendem Aussehen. Mit Jod-Jodkalium färbt sich die Verdickungsmasse — das Secret — gelb, worauf nach Schwefelsäurezusatz Graufärbung eintritt. Methyleosin färbt die Verdickungsmasse intensiv roth. Wenn sich bei Plasmolyse mittelst Kochsalzlösung der Protoplast von der verdickten Wandpartie zurückzieht, so wölbt sich diese letztere convex gegen das Zelllumen vor, es tritt also Quellung ein (Fig. 8, a, b). Nach Zusatz von absolutem Alkohol schrumpft die Verdickungsmasse etwas zusammen und wird dabei feinkörnig. Nach Wasserzusatz quillt sie wieder auf und wird neuerdings homogen. Aus all' dem geht also hervor, dass es sich hier um die Bildung eines schleim- oder gummiartigen Secretes handelt, welches später die sich deh nende Cuticula blasig abhebt und schliesslich absprengt oder zerreisst.

Dieselben Reactionen zeigt die schleimige Wandverdickung der Drüsenhaare von *Piper plantagineum*. Die Endzelle ist hier kürzer, die Wandverdickung, respective Secretbildung beginnt in der Regel nicht an der Spitze der Zelle, sondern an der Seite, schliesslich wird aber die Cuticula ringsum abgehoben. Die Stielzelle mit ihrer cutinisirten Aussenwand theiligt sich niemals an der Secretbildung.

Was die Vertheilung der Drüsenhaare anlangt, so treten sie bei *Chavica officinarum* sowohl, wie bei *Piper plantagineum* auf der Blattunterseite reichlicher auf als auf der Oberseite, und zwar unabhängig vom Gefässbündelverlauf, immerhin aber am häufigsten über den schwächeren Bündelauszweigungen.

Ein Druckversuch mit einem Spross von *Ch. officinarum*, der zwei jüngere und zwei ältere Blätter besass, verlief in folgender Weise: Die Höhe der Quecksilbersäule betrug zu Beginn des Versuches 24 cm. Nach fünf Stunden waren die jüngeren Blätter unterseits, namentlich gegen den Rand zu, gleichmässig benetzt, oberseits trocken. Die älteren Blätter waren beiderseits trocken. Nach 24 Stunden zeigten die jüngeren Blätter oberseits, namentlich gegen den Rand zu, eine ziemlich starke, unterseits eine sehr starke Benetzung. Die älteren Blätter waren oberseits trocken, unterseits gegen den Rand zu mässig benetzt; beginnende Injection der Intercellularen. Der Druck war inzwischen auf 20 cm gesunken. Nun wurde ein jüngeres Blatt unterseits mit sublimathältigem Alkohol bepinselt und die anfängliche Druckhöhe wieder hergestellt. Dieser Versuch ergab deshalb ein negatives Resultat, weil, wie die rasch eintretende Bräunung der bepinselten Blattunterseite erkennen liess, auch das Mesophyll vergiftet worden war. Am nächsten Tage war das ganze Blatt ziemlich stark und gleichmässig injicirt, die Blattunterseite benetzt.

Das Ergebniss des Druckversuches mit *Piper plantagineum* war folgendes: Der zu dem Versuche benützte verzweigte Spross besass 13 jüngere und ältere Blätter. Anfängliche Druckhöhe 20 cm. Nach fünf Stunden waren die ausgewachsenen, aber noch jüngeren Blätter unterseits gleichmässig stark benetzt, oberseits fast trocken. Die jüngsten und die älteren Blätter waren beiderseits trocken. Sehr grosse Tropfen traten in den Blattwinkeln der jüngeren Blätter auf. Die Untersuchung ergab nun, dass die Blattstiele knapp über der Insertionsstelle oberseits eine grosse Anzahl dichtgedrängter Drüsenhaare tragen, welche bedeutend grösser sind als jene der Spreite; auch zeigen sie keine oder nur eine unbedeutende Krümmung. Der Stiel ist nicht selten zwei-, selbst dreizellig, die drüsige Endzelle vier- bis fünfmal so lang als dick. Dieses streng localisirte Auftreten zahlreicher Drüsenhaare beweist im Hinblick auf die besonders ausgiebige Wasserausscheidung an dieser Stelle, dass die genannten Organe thatsächlich als Hydathoden fungiren. Dasselbe geht übrigens auch aus dem Vergiftungsversuche hervor. Ein

jüngerer, unten stark benetztes Blatt wurde sorgfältig abgetrocknet und dann mit sublimathältigem Alkohol bepinselt. Dann wurde der Druck auf 24 *cm* erhöht. Nach 18 Stunden war das vollkommen gesunde Blatt unterseits ganz trocken, bloss am Rande waren an nicht näher bestimmten Stellen einzelne grosse Tropfen ausgetreten.

Dass die Drüsenhaare von *Chavica officinarum* und *Piper plantagineum* auch als wasserabsorbirende Organe fungiren, wurde wiederum durch ihre Lebendfärbung mit 0·0005procentiger Methylenblaulösung und durch Wasseraufsaugungsversuche erwiesen. Ein jüngeres Blatt von *Chavica officinarum* wog im welken Zustande 0·235 g, nach siebenstündigem Verweilen der Spreite in Wasser 0·295 g; die Gewichtszunahme des nunmehr wieder ganz frischen Blattes betrug demnach 25%. Ein fünfblättriger welker Spross von *Piper plantagineum* wog 0·285 g, nach siebenstündigem Verweilen in Wasser (mit Ausschluss der Schnittfläche) 0·365 g. Gewichtszunahme 28%. Der Spross war wieder vollkommen turgescens geworden.

***Bignonia brasiliensis* Lam.**

Das unpaarig gefiederte Blatt trägt auf beiden Seiten schuppenförmige Trichome, welche als Hydathoden fungiren. Auf der Oberseite treten sie fast nur über den Gefässbündeln auf. In den Winkeln der Blättzähne, welche von den bogengläufigen Secundärnerven tangirt werden, findet man stets zwischen einigen kurzen, kegelförmigen, dickwandigen Haaren 2—4 Schuppen vor; Wasserspalten oder überhaupt Spaltöffnungen sind hier, was ausdrücklich bemerkt werden möge, ebenso wenig vorhanden, wie an den Spitzen der Blättzähne. Auf der Blattunterseite treten die Schuppen weit zahlreicher auf, und zwar nicht bloss über den Nerven, sondern auch in den Maschen des Bündelnetzes.

Der Bau dieser schuppenförmigen Hydathoden ist folgender: Die in einem seichten Grübchen sitzende Schuppe (Taf. II, Fig. 15) besitzt eine mehr minder kreisförmige Gestalt und besteht aus 8—12 und mehr Zellen, welche nach erfolgter Kreuztheilung durch wiederholtes Auftreten antikliner Wände entstanden sind (Fig. 17). Die Aussenwände der Schuppen-

zellen sind dünn, ihre Plasmakörper stark entwickelt. — Die gleichfalls plasmareiche Stielzelle, deren obere Querwand sich stark in die Schuppe hineinwölbt, besitzt eine verdickte und stark cutinisirte Aussenwand. Das Fusstück endlich ist zumeist sehr breit, von scheibenförmiger Gestalt, einzellig oder in Folge des Auftretens einiger antikliner Wände mehrzellig. Auf diese Weise steht der ganze Apparat mit einer grösseren Anzahl subepidermaler Zellen in unmittelbarer Verbindung. Besonders auffallend ist dies bei jenen oberseitigen Schuppen, welche direct über dem Palissadengewebe liegen. Da sieht man, wie eine möglichst grosse Anzahl von Palissadenzellen durch entsprechende Krümmungen den unmittelbaren Anschluss an das scheibenförmige Fusstück zu erreichen sucht (Taf. II, Fig. 16).

Etwas eingehender habe ich mich bei dieser Pflanze mit der Beschaffenheit der für Wasser permeablen Aussenwände der Schuppe beschäftigt. Zunächst konnte festgestellt werden, dass die Cuticula, welche die Schuppe überzieht, die Farbenreactionen und Tinctionseigenthümlichkeiten der gewöhnlichen Cuticula zeigt. Nach Behandlung mit Schwefelsäure löste sich die Cuticula der Epidermis sammt der cutinisirten Aussenwand des Stieles und der Cuticula der Schuppe von dem verquellenden Gewebe ab. Nach erfolgtem Auswaschen färbte sich die Cuticula der Epidermis wie der Schuppe mit Safranin in 50percentigem Alkohol roth. Ebenso nach 24stündigem Verweilen in alkoholischer Alkennatinctur.¹ — Wenn die aus Alkoholmaterial angefertigten Schnitte direct mit Schwefelsäure behandelt wurden so blieb die Cuticula der Schuppe gerade so ungelöst zurück, wie jene der Epidermis. Wenn aber die Schnitte vorher einige Tage lang in der Javelleschen Lauge lagen, dann wurde die Cuticula der Schuppe von schwach verdünnter Schwefelsäure allmählig gelöst, wobei die Lösung am Scheitel begann und successive gegen den Rand zu fortschritt. Die Cuticula der Epidermis blieb nach wie vor ungelöst. Aus dieser Thatsache geht also hervor, dass die Cuticula der Schuppe in chemischer Hinsicht doch ein von der gewöhnlichen Cuticula abweichendes Verhalten zeigt, womit wohl ihre erhöhte Permeabilität für

¹ Vergl. Zimmermann, Botanische Mikrotechnik, S. 149.

Wasser zusammenhängt. Worin dieser Unterschied besteht, vermag ich allerdings nicht anzugeben.

Der Druckversuch ergab ein positives Resultat. Am frühesten erschienen ziemlich grosse Tropfen auf der Blattoberseite in den Winkeln zwischen den Blättzähnen, wo sich, wie oben erwähnt wurde, regelmässig 2—4 Hydathoden befinden. An älteren Blättern trifft man hier nicht selten auch epiphyll Algen und Pilzhyphen an; einigemal wurden an diesen Stellen sogar lebende Rotatorien vorgefunden. Daraus ergibt sich wohl, dass die Blättzahnwinkel die feuchtesten Stellen der Blattoberfläche sind. Die dickwandigen, kegelförmigen Haare, welche hier auftreten, mögen theils dem Schutze der Hydathoden, theils zum capillaren Festhalten von Wassertropfen dienen.

Der Wasseraufsaugungsversuch ergab nämlich gleichfalls ein positives Resultat. Ein Zweig mit fünf Blättpaaren wog frisch 2·84 g, nach halbstündigem Welken 2·26 g. Mit Ausschluss der Schnittfläche unter Wasser getaucht, betrug sein Gewicht nach einer Stunde bereits 2·5 g (Gewichtszunahme 8%), nach 20 Stunden 2·87 g (Gewichtszunahme 21%). Wenn ich auch leider keine Lebendfärbungsversuche angestellt habe, so ist doch kaum zu bezweifeln, dass die besprochenen Schuppen auch als wasserabsorbirende Organe fungiren. Bei aus Alkoholmaterial angefertigten Oberflächenschnitten tritt übrigens Methylgrün in wässriger Lösung ziemlich rasch in die Zellen der Schuppe ein, das Plasma derselben tingirend, und zwar zuerst am Scheitel der Schuppe, wo die Cuticula nach vorheriger Behandlung mit Eau de Javelle von Schwefelsäure zuerst gelöst wird.

Spathodea campanulata Beauv.

Dieser zu den Bignoniaceen gehörige stattliche Baum mit grossen, schönen, orangegelb gefärbten Blüthen zeichnet sich durch den Besitz von »Wasserkelchen« aus, welche von Treub¹ genauer studirt worden sind. Im Knospenzustand der Blüthe

¹ Les bourgeons floraux de *Spathodea campanulata* Beauv. Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, III. Bd., 1889, S. 38 ff.

bilden nämlich die seitlich fest verklebten Kelchblätter einen braunen lederartigen Sack, welcher in einen Schnabel ausläuft und prall mit wässriger Flüssigkeit gefüllt ist. Die Blumen- und Geschlechtsblätter entwickeln sich derart in einem förmlichen Wasserbade und sind so gegen Austrocknung auf die denkbar wirksamste Weise geschützt.

Die im Innern des Kelches sich ansammelnde Flüssigkeit wird von zahlreichen Drüenschuppen secernirt, deren Bau bereits von Treub beschrieben wurde (Taf. III, Fig. 20). Der eigentliche Drüsenkörper ist von schuppen- oder köpfchenförmiger Gestalt und besteht aus einer einzigen Lage palissadenförmig gestreckter Zellen, die reichlich Plasma enthalten. Er sitzt auf einer niederen scheibenförmigen Stielzelle, deren Seitenwand besonders stark cutinisirt ist. Das ein- bis mehrzellige Fussstück ist stark verbreitert und zartwandig.

Meine Vermuthung, dass diese wasserausscheidenden Drüenschuppen auf der Innenseite des Kelches in ähnlicher Ausbildung auch an den Laubblättern vorkommen dürften, wurde durch die Untersuchung vollkommen bestätigt. Die Fiederblattspreiten sind dick, doch auffallend arm an mechanischen Elementen. Die Palissadenschicht besteht aus mehreren Lagen und auch das Schwammparenchym ist mächtig ausgebildet. Auf der Blattoberseite treten die in Rede stehenden Organe nur spärlich auf, unterseits aber sehr reichlich, und zwar zumeist über dem Netzwerk der Leitbündel. Sie sind ganz ähnlich gebaut wie jene des Kelches, doch kleiner und stets mit köpfchenförmigem Drüsenkörper versehen (Taf. III, Fig. 18). Auch sind sie vollständig in kleine Grübchen versenkt, während die nur schwach eingesenkten Drüenschuppen des Kelches über das Niveau der Epidermis beträchtlich hervorragten. Der Drüsenkörper differenzirt sich in Folge des Auftretens perikliner Wände in Binnen- und Randzellen (Fig. 19).

Der mit einem noch jüngeren, aber schon ausgewachsenen Blatte durchgeführte Druckversuch hatte ein positives Ergebniss. Die Höhe der Quecksilbersäule betrug Anfangs 40 *cm* und sank im Laufe von 20 Stunden auf 33 *cm* herab. Schon nach drei Stunden waren auf den Unterseiten der Blatffiedern

kleine Tröpfchen bemerkbar, die nach 20 Stunden bedeutend zahlreicher und auch grösser waren. Die Oberseiten blieben trocken. — Der Wasserabsorptionsversuch fiel ebenfalls in positivem Sinne aus. Ein sehr welkes Blatt, das 4·23 g wog, wurde mit Ausschluss des Stieles in Wasser getaucht und war nach achtzehn Stunden wieder vollkommen turgescent. Sein Gewicht betrug nunmehr 5·72 g, was einer Zunahme von 35% entspricht.

Artocarpus integrifolia Forst.

Das Mesophyll des Blattes besteht aus dem einschichtigen Palissadengewebe und einem besonders locker gebauten, weitmaschigen Schwammparenchym. Von den Gefässbündeln, und zwar auch den kleinen Bündelauszweigungen, erstrecken sich ein- bis mehrschichtige Parenchymlamellen, welche über den stärkeren Bündeln gegen die Epidermis zu allmähig den Charakter von mechanischem Gewebe annehmen, bis zur Epidermis heran. Über diesem Bündelnetz sitzen in kleinen Grübchen die Köpfchenhaare, welche als Hydathoden fungiren. Gewöhnlich lässt sich über den freien Bündelenden oberseits je ein Köpfchenhaar beobachten. Auf den stärkeren Nerven treten sie häufiger seitlich am Rande auf, bei schwächeren Nerven unmittelbar darüber oder nur wenig zur Seite gerückt. Oberseits ist ihre Anzahl eine beträchtlich grössere als auf der Unterseite.

Alle Zellen des Köpfchenhaares (Taf. III, Fig. 9), welches sich wieder aus drei Theilen, dem Fussstück, Stiel und Köpfchen zusammensetzt, sind plasmareich, mit ziemlich grossen Kernen versehen. Im Köpfchen treten gewöhnlich nach erfolgter Quadrantentheilung noch vier antikline Wände auf, so dass dasselbe achtzellig wird (Taf. III, Fig. 10). Die Wand des Köpfchens ist dünn; ihre Cuticula wird durch ein anscheinend schleimiges Secret abgehoben und gesprengt, wie wir solches bereits bei einigen Piperaceen beobachtet haben. Dieser Vorgang scheint sich hier mehrmals wiederholen zu können. Die Stielzelle besitzt wieder eine ziemlich verdickte, stark cutinisirte Aussenwand, welche gegen die untere Querwand zu in eine mehr oder minder stark ausgebildete ringförmige Wandverdickung über-

geht. Das stark verbreiterte Fusstück ist dünnwandig, mehrzellig und grenzt wenigstens theilweise direct an die vom Gefässbündel sich herauf erstreckende Parenchymlamelle (Fig. 9).

Bei dem mit einem mehrblättrigen Zweige durchgeführten Druckversuch (Quecksilbersäule zu Beginn des Versuches 40 cm hoch) waren die beiden jüngsten Blätter nach 24 Stunden unter-, und namentlich oberseits mit zahlreichen Wassertropfchen bedeckt. Jüngere welke Blätter werden, mit der Spreite in Wasser getaucht, bald wieder turgescens. Lebendfärbungsversuche wurden zwar nicht vorgenommen, doch dringt bei Alkoholmaterial Eosin sehr rasch in die Köpfchenhaare ein und färbt das Plasma, während die Epidermiszellen vollkommen farblos bleiben. Damit wird es zum mindesten sehr wahrscheinlich, dass die Köpfchenhaare auch Wasser aufsaugen.

Die beschriebenen Organe dürften wohl mit gewissen Modificationen bei allen *Artocarpus*-Arten vorkommen. Bei *A. polyphemos* ist besonders die ringförmige Verdickung der Stielzelle auffallend, ferner die relativ grosse Anzahl der das Fusstück bildenden, radial ausstrahlenden Zellen, welche auch durch ihren Plasmareichthum ausgezeichnet sind (Taf. III, Fig. 13). Bei einer unbestimmten *Artocarpus*-Art nehmen die in Rede stehenden Trichome die Gestalt von oben abgeflachten Schuppen an (Fig. 11). Die oberseitigen Wände der Schuppenzellen sind ziemlich dick, rings um den Rand herum tritt sogar eine starke Verdickung auf, dagegen sind die unterseitigen Aussenwände der Schuppe sehr zart und offenbar die Aus- und Eintrittsstellen des Wassers. Die Stielzelle ragt nicht mehr frei hervor, sondern ist mit ihren dicken Seitenwänden in die Epidermis eingesenkt. Das Fusstück ist ein- oder mehrzellig. Besonders instructiv ist die in Fig. 11 dargestellte Querschnittsansicht, aus der die Art der Verbindung eines Gefässbündelendes mit der Schuppe hervorgeht. An das Fusstück schliessen sich beiderseits zwei plasmareiche Zellen an, die wahrscheinlich selbst epidermaler Abstammung sind. Eine der Parenchym-scheidenzellen, welche die Tracheidenenden umhüllen, ist gestreckt und findet den directen Anschluss an das Fusstück und ihre rechte Nachbarzelle. Diese Schuppenhaare zeigen eine

unverkennbare Ähnlichkeit mit gewissen wasseraufsaugenden Bromeliaceen-Schuppen, die Schimper beschrieben hat.¹

Bemerkenswerth ist das vicariirende Auftreten der geschilderten Trichomhydathoden und der Epithemhydathoden mit Wasserspalten innerhalb der Familie der Moraceen. Bei *Artocarpus* und wahrscheinlich auch den übrigen Gattungen der *Artocarpoideae* vertreten die Trichomhydathoden die fehlenden Wasserspalten, während bei den *Ficeae* und *Conocephaloideae* ausschliesslich Epithemhydathoden mit Wasserspalten vorkommen. Es wäre von Interesse, diese gegenseitige Stellvertretung physiologisch analoger, morphologisch und entwicklungsgeschichtlich so verschiedener Organe in der Familie der Moraceen näher zu verfolgen.

Zusammenfassung.

Im vorliegenden ersten Theile dieser Abhandlung wurde gezeigt, dass bei einer Anzahl von Tropenpflanzen aus sehr verschiedenen Verwandtschaftskreisen an den Laubblättern epidermale Wasserausscheidungsorgane, Hydathoden, vorkommen, welche gegebenen Falls auch die Fähigkeit besitzen, Wasser aufzusaugen und nach zu starker Transpiration die normale Turgescenz des Blattes wieder herzustellen. In Bezug auf die Beschaffenheit ihrer Protoplasten erweisen sich diese Hydathoden als drüsige Organe; man kann sie, soferne man bloss ihre secernirende Thätigkeit betonen will, nicht unpassend als »Wasserdrüsen« bezeichnen.

Nur in zwei Fällen, bei *Gonocaryum pyriforme* und *Anamirta cocculus*, wurden einzellige Hydathoden aufgefunden, die aber eine hohe Differenzirung und eine weitgehende Anpassung an ihre Function zeigen. Gewöhnlich sind die epidermalen Hydathoden Trichomgebilde von recht verschiedenartigem Bau. Am häufigsten sind allerdings kurzgestielte Köpfchenhaare, die im einfachsten Falle bloss aus drei Zellen, der Köpfchen-, der Stiel- und der Fusszelle bestehen. Das Köpfchen fungirt als eigentliches Wassersecretions- und Absorptionsorgan. Seine Aussenwände sind zart, von einer dünnen

¹ Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888, Taf. III, Fig. 13.

Cuticula überzogen, die in einzelnen Fällen durch ein schleimartiges Wandsecret emporgehoben und gesprengt wird. Die Stielzelle repräsentirt gewissermassen den mechanischen Apparat des ganzen Organs, indem ihre oft stark verdickten und fast immer ausgiebig cutinisirten Seitenwände einen festen Ring bilden, der die Aus- und Eintrittsöffnung für das Wasser stets gleich weit erhält. Das oft verbreiterte Fusstück endlich vermittelt den Anschluss an die benachbarte Epidermis und das darunterliegende Gewebe. Es ist deshalb sehr dünnwandig und häufig lässt sich beobachten, dass eine möglichst grosse Anzahl von subepidermalen Zellen (namentlich Palissaden) den unmittelbaren Anschluss an diesen Theil des Organes zu gewinnen sucht.

Die Wasserausscheidung seitens der Hydathoden beginnt, sobald der hydrostatische Druck im Wasserleitungssystem, respective der Blutungsdruck, bei gleichzeitig gehemmter oder verminderter Transpiration eine gewisse Höhe erreicht, sobald überhaupt ein Zustand höchster Turgescenz zu Stande kommt und die Gefahr der Injection des Durchlüftungssystems mit Wasser nahe gerückt wird. Die nunmehr erfolgende Wasserausscheidung ist aber kein blosser Filtrationsprocess, die Hydathoden stellen nicht etwa bloss die Stellen geringsten Filtrationswiderstandes vor. Es findet vielmehr eine active Wasserauspressung statt, die Secretion ist an die Lebensthätigkeit drüsig gebauter Organe gekettet. Dafür spricht abgesehen vom anatomischen Bau und dem Plasmareichthum dieser Organe vor Allem das Ergebniss der ausführlich mitgetheilten Vergiftungsversuche. Werden die Hydathoden durch Bepinseln mit sublimathältigem Alkohol vergiftet, so unterbleibt bei Druckversuchen die Wasserausscheidung gänzlich, dafür tritt eine mehr oder minder reichliche Injection der Durchlüftungsräume des Blattes mit Wasser ein.

Nach zu starker Transpiration vermag die im vorliegenden I. Theile dieser Abhandlung geschilderte Gruppe von Hydathoden von aussen, bei Regen- und Thaufall, dargebotenes Wasser in reichlicher Menge aufzusaugen und den übrigen Theilen des Blattes zuzuführen. Versuche mit Farbstofflösungen, besonders Lebendfärbungsversuche mit Methylenblaulösung, gestatteten

einen Rückschluss auf die Eintrittsstellen des Wassers; Wägungsversuche liessen die Menge des absorbirten Wassers beurtheilen.

So erweisen sich die beschriebenen Apparate der Laubblätter als wichtige Regulatoren des Wassergehaltes der Pflanze. Im feuchten Tropenklima, wo der Wurzel- und überhaupt der Blutungsdruck zweifelsohne sehr hohe Werthe erreichen kann, und wo ferner die Transpiration eine viel ungleichmässigere ist als bei uns, indem sie einen grossen Theil des Tages über fast ganz sistirt erscheint, um dann bei directer Insolation plötzlich für kurze Zeit sehr hohe Werthe zu erlangen, sind derartige Regulatoren sehr am Platze und gewiss auch sehr verbreitet.

Im II. Theil dieser Abhandlung sollen die Hydathoden der Farne und die durch den Besitz von »Wasserspalt« gekennzeichneten Wasserausscheidungsorgane besprochen werden. Zum Schlusse soll dann noch die physiologische und die biologische Seite des Gegenstandes eine gemeinschaftliche Besprechung erfahren und auf die Beziehungen der Hydathoden zu den Nectarien, Digestionsdrüsen etc. näher eingegangen werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

- Fig. 1 und 2. Epidermale Hydathoden eines ausgewachsenen Laubblattes von *Gonocaryum pyriforme*. V. 480.
- Fig. 3. Hydathode eines noch jungen Blattes. V. 480.
- Fig. 4 und 5. Hydathoden in der Oberflächenansicht. V. 460.
- Fig. 6. Unterer Theil einer Hydathode (dünnwandige Blase) im turgescenten Zustande. V. 460.
- Fig. 7. Unterer Theil derselben Hydathode im turgorlosen Zustande. V. 460.
- Fig. 8. Zäpfchen einer Hydathode mit verquellender Spitze. V. circa 1200.
- Fig. 9. Aussenwand und Zäpfchen einer Hydathode nach Behandlung mit Schwefelsäure. Im unteren Theile des Zäpfchens tritt deutliche Schichtung auf. V. circa 1500.
- Fig. 10 und 11. Epidermis der Laubblattoberseite von *Salacia verrucosa* mit getüpfelten Aussenwänden in der Querschnitts- und Oberflächenansicht.
- Fig. 12. Als Hydathoden fungirende Keulenhaare des Laubblattes von *Phaseolus multiflorus*; verschiedene Typen des Zellnetzes. V. 260.
- Fig. 13. Keulenhaar in der Oberflächenansicht; Protoplasten im lebenden Zustande. V. 600.
- Fig. 14. Keulenhaar der Blattunterseite in der Seitenansicht. V. 380.
- Fig. 15. Keulenhaar in der Nähe eines Blattnervs (Blattunterseite); gestreckte Epidermiszellen vermitteln den Anschluss an das Keulenhaar. V. 300.
- Fig. 16. Dichtgedrängte Keulenhaare am Rande einer Stipelle. V. 260.

Tafel II.

- Fig. 1. Hydathode der Blattoberseite von *Anamirta cocculus*. V. 420.
- Fig. 2. Jüngste Anlage einer solchen Hydathode. V. 600.
- Fig. 3. Membranpapille einer in Entwicklung begriffenen Hydathode; Cuticula noch intact. V. 1000.
- Fig. 4. Desgleichen. Die Cuticula des Papillenscheitels ist bereits schwächer contourirt. V. 1000.
- Fig. 5. Filtrirapparat einer noch jungen Hydathode. Die Cuticula des Papillenscheitels ist bereits in Auflösung begriffen. Nach Behandlung mit Eau de Javelle. V. 1000.
- Fig. 6. Verquellung des Papillenscheitels nach erfolgter Auflösung der Cuticula. V. 1000.
- Fig. 7. Papille und angrenzender Theil des Zapfens einer ausgebildeten Hydathode. Die Cuticula der verschleimten Papille stellt einen Trichter vor, dessen Lumen sich in den den Zapfen durchziehenden Canal fortsetzt. V. 1000.

- Fig. 8 und 9. Filtrirapparat jüngerer Hydathoden nach Behandlung mit Eau de Javelle. V. 1000.
- Fig. 10. Unterer Theil des Zapfens einer jüngeren Hydathode nach längerer Behandlung mit Eau de Javelle, die querspaltenförmige Tüpfelung der Zapfenwandung zeigend. V. 1100.
- Fig. 11. Papille einer jüngeren Hydathode nach Behandlung mit Eau de Javelle. Die Cuticula des Papillenscheitels ist grob porös. V. 1100.
- Fig. 12. Haarförmige Hydathode von *Machaerium oblongifolium*. Oberer Theil der Endzelle weggelassen. V. 730.
- Fig. 13. Unterer Theil des Haarkörpers der Hydathode; die schräge Wand in der Flächenansicht, um die zahlreichen spaltenförmigen Tüpfel zu zeigen. V. 600.
- Fig. 14. Hydathode nach Behandlung mit Schwefelsäure; bloss die cutinisirten Membranpartien sind übrig geblieben. V. 520.
- Fig. 15 und 16. Schuppenförmige Hydathoden von *Bignonia brasiliensis*. V. 380 und 200.
- Fig. 17. Desgleichen, von oben. V. 380.
- Fig. 18. Köpfchenförmige Hydathode des Laubblattes von *Spathodea campanulata*. V. 360.
- Fig. 19. Desgleichen, von oben. V. 360.
- Fig. 20. Wasserdrüse auf der Innenseite des Kelches von *Sp. campanulata*. V. 360.

Tafel III.

- Fig. 1. Köpfchen-Hydathode der Blattoberseite von *Peperomia exigua*. V. 320.
- Fig. 2. Wasserabsorbirendes Köpfchenhaar der Blattoberseite von *Peperomia pellucida*. V. 470.
- Fig. 3. Desgleichen von *Peperomia scandens*. V. 340.
- Fig. 4. Köpfchen-Hydathode von *Piper nigrum*. V. 500.
- Fig. 5. Köpfchen-Hydathode von *Piper sp.* (Dschungel von Depok). V. 500.
- Fig. 6. Haarförmige Hydathode von *Chavica officinarum*. V. 670.
- Fig. 7. Desgleichen, von oben gesehen. Die Cuticula durch ein schleimiges Secret blasig abgehoben. V. 540.
- Fig. 8. Desgleichen, *a* vor und *b* nach der Plasmolyse. Die schleimige Wandverdickung hat sich in *b* stark vorgewölbt. V. 540.
- Fig. 9. Köpfchen-Hydathode von *Artocarpus integrifolia*. V. 500.
- Fig. 10. Desgleichen, von oben gesehen. V. 450.
- Fig. 11. Schuppen-Hydathode von *Artocarpus sp.* Anschluss an das Gefäßbündel-Ende.
- Fig. 12. Desgleichen, von oben gesehen.
- Fig. 13. Köpfchen-Hydathode von *Artocarpus polyphemos*. V. c. 1000.
- Fig. 14. Frühzeitig abgestorbene Köpfchen-Hydathode von *A. polyphemos*. Die ringförmige Membranverdickung der am Leben gebliebenen Stielzelle ist so stark geworden, dass die Öffnung fast vollständig geschlossen erscheint. V. c. 1000.